P 260 c3
2e ex

ISBN 2-85653-109-1

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre
Tome XLIV

Mireille GAYET

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ANATOMIQUE ET SYSTÉMATIQUE DES POISSONS CÉNOMAMIENS DU LIBAN, ANCIENNEMENT PLACÉS DANS LES ACANTHOPTÉRYGIENS

PARIS
– EDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)
—
1980

BIBL. DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

Pg 260 c 3

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la Terre, Tome XLIV

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ANATOMIQUE ET SYSTÉMATIQUE DES POISSONS CÉNOMAMIENS DU LIBAN, ANCIENNEMENT PLACÉS DANS LES ACANTHOPTÉRYGIENS

par

Mireille GAYET *

SOMMAIRE

I. — INTRODUCTION 11

1) Historique 11
2) Méthodes de préparation 11
3) Méthodes d'étude 11
— Anatomie 11
— Mesures 12
— Formules 12
4) Abréviations 13

PREMIÈRE PARTIE

SUPER-ORDRE et ORDRE *Incertae sedis* 17

Famille des Pharmacichthyidae C. Patterson 17

Genre *PHARMACICHTHYS* A. S. Woodward 17

I. — Analyse taxonomique 17
— *Pharmacichthys venenifer* A. S. Woodward 17
— *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. 18

II. — Description anatomique comparée de *P. venenifer* A. S. Woodward et *P. numismalis* nov. sp. 19

* M. Gayet (= M. Gaudant). CNRS, LA 12, Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

1) Forme générale du corps 19
2) Description de la tête 19
A. — La neurocrâna 19
B. — Le splanchnocrâne 24
a) Région ptérygo-carrée 24
b) Mâchoire supérieure 26
c) Mandibule 27
d) Arc hyoïde et rayons branchiostèges 28
e) Appareil operculaire 28
3) Description du squeletta post-crânian 30
A. — La colonna vartébrale 30
B. — Les nageoires impaires 31
a) La nageoire dorsale 31
b) La nageoire anale 33
c) La nageoire caudale 34
C. — La squelette appendiculaira 35
a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales 35
b) Ceintura at nageoires pelviennes 37
4) Les écailles 37
III. — Historique et relations inter-spécifiques du genre *Pharmacichthys* 37

DEUXIÈME PARTIE

SUPER-ORDRE des PARACANTHOPTÉRYGIENS : P. H. Greanwood & al. 41

Famille des Aipichthyinae C. Patterson 41

Genre *AIPICHTHYS* F. Steindachner 41

I. — Analyse taxonomique 41

— *Aipichthys minor* (Pictet) 42
— *Aipichthys velifer* A. S. Woodward 43
— *Aipichthys oblongus* nov. sp. 44

II. — Description anatomique comparée des espèces *A. minor* (Pictet) et *A. velifer* A. S. Woodward 44

1) Forme générale du corps 44
2) Description de la tête 44
A. — La neurocrâne 44
B. — Le splanchnocrâne 48
a) Région ptérygo-carrée 48
b) Mâchoire supérieure 49
c) Mandibule 49
d) Arc hyoïde et rayons branchiostèges 50
e) Appareil operculaire 50
3) Description du squeletta post-crânian 52
A. — La colonne vertébrale 52
B. — Les nageoires impaires 52
a) La nageoire dorsale 52
b) La nageoire anale 53
c) La nageoire caudale 54

Source : MNHN, Paris

C. — Le squelette appendiculaire..... 56
a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales..... 56
b) Ceinture et nageoires pelviennes..... 56

4) Les écailles..... 56

III. — Description anatomique d'*Aipichthys oblongus* nov. sp..... 56

1) Forme générale du corps..... 56

2) Description de la tête..... 58
A. — Le neurocrâne..... 58
B. — Le splanchnocrâne..... 59
a) Région ptérygo-carrée..... 59
b) Appareil operculaire..... 59
c) Arc hyoïde..... 59

3) Description du squelette post-crânien..... 59
A. — La colonne vertébrale..... 59
B. — Les nageoires impaires..... 60
a) La nageoire dorsale..... 60
b) La nageoire anale..... 60
c) La nageoire caudale..... 61
C. — Le squelette appendiculaire..... 62
a) Ceinture scapulaire..... 62
b) Ceinture pelvienne..... 63

4) Les écailles..... 63

IV. — Historique et relations inter-spécifiques du genre *Aipichthys* 64

Conclusions relatives à la première et à la deuxième parties
Relations phylogénétiques entre *Pharmacichthys* et *Aipichthys*

TROISIÈME PARTIE

SUPER-ORDRE DES ACANTHOPTÉRYGIENS. ORDRE DES BÉRYCIFORMES C. T. Regan.. 67

Famille des Pycnosteroididae C. Patterson..... 67

Genre *PYCNOSTEROIDES* A. S Woodward..... 67

I. — Analyse taxonomique..... 67

— *Pycnosteroides levispinosus*..... 68

II. — Description anatomique..... 69

1) Forme générale du corps..... 69

2) Description de la tête..... 69
A. — Le neurocrâne..... 69
B. — Le splanchnocrâne..... 72
a) Région ptérygo-carrée..... 72
b) Mâchoire supérieure..... 72
c) Mandibule 73
d) Arc byoïde et arcs branchiaux..... 74
e) Appareil operculaire..... 76

Source : MNHN, Paris

3) Description du squelette post-crânien..... 76
A. — La colonne vertébrale..... 76
B. — Les nageoires impaires..... 77
a) La nageoire dorsale..... 77
b) La nageoire anale..... 78
c) La nageoire caudale..... 80
C. — Le squelette appendiculaire..... 80
a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales..... 80
b) Ceinture et nageoires pelviennes..... 81
4) Les écailles..... 82
III. — Historique et affinités du genre *Pycnosteroides*..... 82

Famille des Holocentridae J. Richardson..... 83
Genre *STICHOCENTRUS* C. Patterson..... 83
I. — Analyse taxonomique..... 83
— *Stichocentrus liratus* C. Patterson..... 84
— *Stichocentrus elegans* M. Gaudant..... 84
— *Stichocentrus spinulosus* nov. sp..... 85
II. — Description anatomique de *S. liratus* C. Patterson..... 86
1) Forme générale du corps..... 86
2) Description de la tête..... 86
A. — Le neurocrâne..... 86
B. — Le splanchnocrâne..... 88
3) Description du squelette post-crânien..... 89
A. — La colonne vertébrale..... 89
B. — Les nageoires impaires..... 89
a) La nageoire dorsale..... 89
b) La nageoire anale..... 89
c) La nageoire caudale..... 89
C. — Le squelette appendiculaire..... 89
a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales..... 89
b) Ceinture et nageoires pelviennes..... 90
4) Les écailles..... 90
III. — Description anatomique de *Stichocentrus elegans* M. Gaudant..... 90
1) Description de la tête..... 90
a) Série infraorbitaire..... 91
b) Mâchoire supérieure..... 91
c) Appareil operculaire..... 92
2) Description du squelette post-crânien..... 92
IV. — Description anatomique de *Stichocentrus spinulosus* nov. sp..... 93
1) Forme générale du corps..... 93
2) Description de la tête..... 93
3) Description du squelette post-crânien..... 95
4) Les écailles..... 96

Source : MNHN, Paris

V. — Relations inter-spécifiques du genre *Stichocentrus* C. Patterson 96

Affinités des Holocentrinae 96

FAMILLE DES TRACHICHTHYIDAE P. Bleeker 98

Sous-famille des Trachichthyinae nov. 98

Sous-famille des Lissoberycinae nov. 99

Genre *LISSOBERYX* C. Patterson 99

I. — Analyse taxonomique 99

— *Lissoberyx dayi* (A. S. Woodward) 99

— *Lissoberyx arambourgi* M. Gaudant 100

— *Lissoberyx denticulatus* nov. sp. 101

II. — Description anatomique comparée de *Lissoberyx dayi* (A. S. Woodwerd) et *Lissoberyx arambourgi* M. Gaudant 101

1) Forme générale du corps 101

2) Description de la tête 102

A. — Le neurocrâne 102

B. — Le splanchnocrâne 104

a) Région ptérygo-carrée 104

b) Mâchoire supérieure 104

c) Mandibule 105

d) Arc hyoïde et rayons branchiostèges 105

e) Appareil operculaire 105

3) Description du squelette post-crânien 106

A. — La colonne vertébrale 106

B. — Les nageoires impaires 107

a) La nageoire dorsale 107

b) La nageoire anale 107

c) La nageoire caudale 108

C. — Le squelette appendiculaire 109

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales 109

b) Ceinture et nageoires pelviennes 110

4) Les écailles 110

III. — Description anatomique de *Lissoberyx denticulatus* nov. sp. 110

1) Description de la tête 110

A. — Le neurocrâne 110

B. — Le splanchnocrâne 111

a) Mâchoire 111

b) Appareil operculaire 111

c) Arc hyoïde et rayons branchiostèges 111

2) Le squelette post-crânien 113

a) La nageoire dorsale 113

b) Le squelette caudal 113

Source : MNHN, Paris

Genre *LIBANOBERYX* nov. 114

I. — Analyse taxonomique 114

— *Libanoberyx spinosus* nov. sp. 114

II. — Description anatomique 114

1) Description de la tête 114

A. — Le neurocrâne 114
B. — Le splanchnocrâne 116
a) L'appareil operculaire 116
b) La mâchoire supérieure 117

2) Description du squelette post-crânien 117

A. — Les nageoires impaires 118
a) La nageoire dorsale 118
b) La nageoire anale 118
c) La nageoire caudale 118
B. — Le squelette appendiculaire 118

III. — Affinités du genre *Libanoberyx* nov. 118

Genre *STICHOPTERYX* M. Gaudant 119

I. — Analyse taxonomique 119

— *Stichopteryx lewisi* (J. W. Davis) 119

II. — Description anatomique 120

1) Forme générale du corps 120

2) Description de la tête 120

A. — Le neurocrâne 120
B. — Le splanchnocrâne 122
a) Région ptérygo-carrée 122
b) Mâchoire supérieure 122
c) Mandibule 123
d) Appareil operculaire 123
e) Arc hyoïde et rayons branchiostèges 124

3) Description du squelette post-crânien 124

A. — La colonne vertébrale 124
B. — Les nageoires impaires 124
a) La nageoire dorsale 124
b) La nageoire anale 125
c) La nageoire caudale 125
C. — Le squelette appendiculaire 125
a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales 125
b) Ceinture et nageoires pelviennes 126

4) Les écailles 126

III. — Historique et affinités du genre *Stichopteryx* M. Gaudant 127

Source : MNHN, Paris

FORMES *INCERTAE SEDIS* 128
Genre *PATTERSONOBERYX* nov. 129
I. — Analyse taxonomique 129
— *Pattersonoberyx pharsus* (C. Patterson) 129
II. — Affinités du genre *Pattersonoberyx* nov. 129
Genre *PLESIOBERYX* nov. 130
I. — Analyse taxonomique 130
— *Plesioberyx maximus* nov. sp. 130
— *Plesioberyx discoides* nov. sp. 130
II. — Description anatomique 131
1) Forme générale du corps 131
2) Description de la tête 131
A. — Le neurocrâne 131
B. — Le splanchnocrâne 132
a) Région ptérygo-carrée 133
b) Mâchoire supérieure 133
c) Mandibule 134
d) Arc hyoïde 134
e) Appareil operculaire 135
3) Description du squelette post-crânien 135
A. — La colonne vertébrale 135
B. — Les nageoires impaires 135
a) La nageoire dorsale 135
b) La nageoire anale 136
c) La nageoire caudale 136
C. — Le squelette appendiculaire 137
a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales 137
b) Ceinture et nageoires pelviennes 137
4) Les écailles 137
III. — Affinités du genre *Plesioberyx* Nov. 138
Genre *CRYPTOBERYX* Nov. 138
I. — Analyse taxonomique 138
— *Cryptoberyx minimus* nov. sp. 139
II. — Description anatomique 139
1) Forme générale du corps 139
2) Description de la tête 140
A. — Le neurocrâne 140
B. — Le splanchnocrâne 141

Source : MNHN, Paris

a) Région ptérygo-carrée..... 141
b) Mâchoire supérieure..... 141
c) Mandibule 142
d) Arc hyoïde et rayons branchiostèges..... 142
e) Appareil operculaire..... 142

3) Description du squelette post-crânien..... 142

A. — La colonne vertébrale..... 142
B. — Les nageoires impaires..... 143
a) La nageoire dorsale..... 143
b) La nageoire anale..... 143
c) La nageoire caudale..... 144
C. — Le squelette appendiculaire..... 144
a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales..... 144
b) Ceinture et nageoires pelviennes..... 144

4) Les écailles..... 144

III. — Affinités du genre Criptoberyx..... 144

CONCLUSIONS 146

BIBLIOGRAPHIE..... 147

Source . MNHN, Paris

INTRODUCTION

1) *Historique*

Dans son mémoire consacré principalement aux Poissons Acanthoptérygiens de la Craie d'Angleterre, C. Patterson, en 1964 (p. 215), a donné un aperçu des différentes études consacrées aux Acanthoptérygiens crétacés depuis les « Recherches sur les Poissons fossiles » de L. Agassiz (1833-1844). Dans son travail (1964), C. Patterson s'est intéressé à deux ordres : les Cténothrissiformes et les Béryciformes. Ce dernier fait seul l'objet du présent mémoire.

Dans son étude, les Béryciformes étaient divisés en 3 sous-ordres (créés par lui-même) :

1) Les Polymixioidei comprenant les familles des Polymixüdae et des Sphenocephalidae,
2) les Dinopterygoidei divisés en 4 familles : les Dinopterygidae, les Pycnosteroididae, les Aipichthyidae et les Pharmacichthyidae,
3) les Berycoidei avec 10 familles dont les Trachichthyidae et les Holocentridae (les 8 autres étant exclusivement actuelles).

En 1968, C. Patterson (p. 97) suggéra que les Aipichthyidae et les Pharmacichthyidae puissent être en relation avec les Lampridiformes. L'année suivante (D. E. Rosen & C. Patterson), il considérait même (p. 454) ces deux familles comme les représentants les plus primitifs des Lampridiformes. Dans le même mémoire, D. E. Rosen & C. Patterson retiraient des Acanthoptérygiens les familles des Sphenocephalidae et des Polymixiidae, la première étant désormais rattachée à l'ordre des Percopsiformes (p. 399) tandis que la seconde était considérée comme type de l'ordre nouveau des Polymixiiformes (p. 460).

Le présent mémoire étant limité à l'étude des Poissons cénomaniens du Liban, seuls seront examinés ici les Dinopterygoidei (à l'exception des Dinopterygidae) et les Berycoidei (représentés par deux familles seulement). Il en résulte que les Aipichthyidae et les Pharmacichthyidae doivent être retirés des Acanthoptérygiens et que la famille des Pycnosteroididae est intégrée dans l'ordre des Béryciformes à côté des Holocentridae et des Trachichthyidae.

Les relations phylogénétiques de ces différentes familles et leurs rapports avec les formes actuelles seront traités dans un article de synthèse.

2) *Méthodes de préparation*

Le matériel étudié dans le présent mémoire, provenant exclusivement de Hakel et de Hadjula (Liban), ne présente aucune difficulté majeure pour la préparation à l'acide acétique. Par conséquent, toutes les espèces décrites dans l'étude qui suit, le sont à partir d'individus inclus dans la résine et préparés à l'acide acétique selon la méthode préconisée par H. A. Toombs (1948 et 1959) et H. A. Toombs & A. E. Rixon (1950).

3) *Méthodes d'étude*

Anatomie.

Trois nouveaux termes anatomiques ont déjà été définis dans le mémoire consacré aux Cténothrissiformes et aux Pattersonichthyiformes du Cénomanien du Liban (M. Gaunant, 1978a), ce sont :

Source : MNHN, Paris

1) le complexe uroterminal (*PU1 + U1*),

2) le complexe uropseudurostylaire (*U2 + Ur* marqué parfois *U2* sur les figures). Ce complexe résulte de la soudure de la vertèbre urale postérieure avec le pseudurostyle tel que l'a défini Th. Monod en 1968,

3) la fenêtre caudale (*fen. caud*) qui est un espace oblong, situé entre le dernier rayon marginal dorsal et le lépidotriche principal non bifurqué qui lui est accolé. Elle correspond à l'insertion d'un muscle impair supérieur (R. Winterbottom, 1973).

Deux précisions doivent être ajoutées ici, concernant des termes déjà employés par d'autres auteurs :

1. *Problème de la dénomination du lacrymal* : chez certains auteurs (C. Patterson, 1967 ; S. Zehren, 1979), le premier os de la série infraorbitaire (en arrière de l'antorbital) est nommé *lacrymal*, les os suivants étant désignés comme infraorbitaux 1 à 4. Chez d'autres auteurs (D. E. Rosen, 1973), le lacrymal est appelé premier infraorbital et les os suivants numérotés infraorbitaux 2 à 5. C'est ce deuxième type de notation qui sera utilisé ici.

2. *Définition du complexe hémaxanal* : créé par J. Blot en 1968, ce terme désignait « (l)'ensemble constitué par le premier axonoste de l'anale et la première hémapopbyse caudale » (p. 1943). L'auteur définissait ainsi 3 types principaux (p. 1944), le premier d'entre eux ne présentant « aucune liaison squelettique entre le premier axonoste et la première bémapopbyse ». Estimant que dans ce cas (Type f) le terme de « complexe » ne se justifie pas, il paraît préférable de limiter son emploi aux Types II et IfI définis par cet auteur, c'est-à-dire lorsqu'il y a contact (avec ou sans soudure) entre le (ou les) premier axonoste proximal de l'anale et l'bémapophyse (ou hémacanthe) de la première vertèbre postabdominale.

Mesures.

Quelques mesures ont été employées. Elles se définissent comme suit :

1) *Longueur totale du corps (L.T.)* : C'est la longueur mesurée de l'avant du museau à l'extrémité de la nageoire caudale.

2) *Longueur standard* (*L. st*) : Elle est définie comme étant la longueur mesurée de l'extrémité antérieure de la tête à l'extrémité postérieure du plus long des bypuraux soutenant la nageoire caudale.

3) *Hauteur maximale du tronc* (*H. tr*) : Elle a été mesurée du point le plus élevé de la ligne du dos jusqu'à la tangente au corps passant par la base du complexe hémaxanal.

4) *Hauteur maximale de la tête* (*H. tête*) : C'est, par définition, la distance mesurée du sommet de la tête jusqu'à son point le plus bas (angle postéro-inférieur de la mandibule). Néanmoins, étant donné que la crête supraoccipitale pouvait être plus ou moins couchée lors de la fossilisation, il est préférable d'éliminer cette cause d'erreur en considérant comme apex de la tête, le point le plus élevé des frontaux en avant de la crête.

5) *Longueur de la tête* (*L. tête*) : C'est la longueur mesurée de l'avant des prémaxillaires au point le plus postérieur de l'opercule.

6) *Longueur anté-dorsale* (*L.a.D*) : Distance mesurée de la partie la plus antérieure de la tête jusqu'à la base du premier lépidotriche dorsal, cette mesure étant faite parallèlement à l'axe du corps.

7) *Longueur anté-anale* (*L.a.A*) : Distance mesurée de la partie la plus antérieure de la tête jusqu'à la base du premier lépidotriche anal, cette mesure étant faite parallèlement à l'axe du corps.

Formules.

Pour la nageoire caudale, la notation utilisée sera la suivante :

(exemple fictif) (fII + 2) + I + 9 — 8 + I + (1 + IV)

ce qui signifie que la nageoire présente, au lobe dorsal, 5 rayons marginaux dont 3 épineux et 2 articulés mais non bifurqués, suivis d'un rayon principal non bifurqué (et généralement le plus long), puis de 9 rayons articulés et bifurqués. Même explication pour le lobe ventral.

Pour les nageoires dorsale et anale la notation utilisée est la suivante :

(exemple fictif) V-VI + 1 + 15-18 / (19-24)

Source : MNHN, Paris

ce qui signifie que la nageoire présente 5 ou 6 épines suivies d'un rayon articulé mais non bifurqué puis de 15 à 18 rayons articulés et bifurqués. La nageoire est supportée par 19 à 24 axonostes. En règle générale, toutes les combinaisons sont possibles entre les chiffres limites indiqués ; dans le cas contraire, cette particularité sera signalée dans le texte.

4) *Abréviations*

a.e.ph	Foramen de l'artère efférente pseudobranchiale.
Ang	angulaire
Ant	antorbital
art. bas	article basal du lépidotriche
axo.dist.	axonoste distal
axo.prox	axonoste proximal
b.art.dpal.Mx	bourrelet articulaire du maxillaire pour le dermopalatin
b.art.la.Dpal	— — — dermopalatin pour le lacrymal
BHy	basihyal
Bocc	basioccipital
Bs	basisphénoïde
b.tr.Mx	bourrelet transverse du maxillaire
cav.muc.	cavité mucipare
CHy 1	cératohyal proximal
CHy 2	cératohyal distal
c.i.o	canal infraorbitaire
Cl	cleithrum
c.md	canal mandibulaire
comp.hémax	complexe hémaxanal
Cor	coracoïde
c.pop	canal préoperculaire
c.s	canal sensoriel
c.s.o	canal supraorbitaire
Dart	dermarticulaire
Dent	dentaire
d.lig	dépression ligamentaire
Dpal	dermopalatin
é	écaille
Ecpt	ectoptérygoïde
éc.d	écusson de la nageoire dorsale
éc.v	écusson ventral
Enpt	entoptérygoïde
Ep 1-3	épuraux
ép.A	épine anale
ép. 1, 1', 2...	épine dorsale 1, 1', 2...
Eph	épihyal
Epo	épiotique
« ép » pelv.	« épine » pelvienne
Ethm.lat	ethmoïde latéral
Exo	exoccipital
fa.art.ant.La	facette articulaire du lacrymal pour l'antorbital
fa.art.hmd	facette articulaire pour l'hyomandibulaire
fa.art.pt.Epo	facette articulaire de l'épiotique pour le posttemporal
fa.art.pt.Int	facette articulaire de l'intercalaire pour le posttemporal
fa.art.pmx.Mx	— — du maxillaire pour le prémaxillaire
fa.art.stp	— — pour le supratemporal
fa.la.Dpal	— du dermopalatin pour le lacrymal
fen.a.h	fenêtre pour l'artère hyoïdienne
fen.caud	fenêtre caudale
f.m.d	fosse pour le muscle dilatateur de l'opercule

Source : MNHN, Paris

fo.br.c.s.fr	foramen pour la branche du canal sensoriel en direction du frontal
fo.br.c.s.pa	foramen pour la branche du canal sensoriel en direction du pariétal
fo.br.c.s.pop	foramen pour la branche du canal sensoriel en direction du préopercule
fo.br.n.f.	foramen d'une branche du nerf facial
fo.c.s.Pt	foramen du canal sensoriel du posttemporal
fo.n.Pto	foremen des nerfs du ptérotique
fo.n.Socc	foramen des nerfs de la crête supraoccipitale
f.pt	fosse posttemporale
Fr	frontal
f.stp	fosse supratemporale
g.a.b	gouttière pour l'artère byoïdienne
g.art.mx.Dpal	gouttière du dermopalatin pour l'articulation du maxillaire
g.br.c.s.fr.	gouttière pour la branche du canal sensoriel en direction du frontal
g.art.mx.Dpal	gouttière du dermopalatin pour l'articulation du maxillaire
Ha.v.abd	hémacanthe de la vertèbre abdominale
Ha.v.p.abd	— — — postabdominale
He.v.abd	hémapophyse de la vertèbre abdominale
He.v.p.abd	— — — postabdominale
Hmd	hyomandibulaire
h.PU2, 3, ...	épine hémale de la vertèbre préurale 2, 3, ...
Hy1, 2 ...	hypural 1, 2, ...
Hyp.d	hypohyal dorsal
Hyp.v	hypohyal ventrel
Int	intercalaire
Iop	interopercule
Iorb1	premier infraorbital = lacrymal
Iorb2, 3 ...	infraorbital 2, 3 ...
lép. D 1	premier lépidotriche dorsal
m.d.lép	moitié droite du lépidotriche
Mesth	mésethmoïde
m.e.lép	moitié externe du lépidotriche pelvien
m.g.lép	moitié gauche du lépidotriche pelvien
m.i.lép	moitié interne du lépidotriche pelvien
m.l.ex.fpt	mur latéral externe de la fosse posttemporale
Mpt	métaptérygoïde
Mx	maxillaire
Na	nasal
n.PU2, 3 ...	épine neurale de la vertèbre préurale 2, 3 ...
Obs	orbitosphénoïde
Op	opercule
o.pelv	os pelvien
Pa	pariétal
Pb 2, 3, 4	pharyngobranchial 2, 3, 4
PCl.d	postcleithrum dorsal
PCl.v	postcleithrum ventral
p.c.md	pore du canal mandibulaire
PHy	parhypural
pl.d. 2, 3, 4	plaque dentée du pharyngobranchial 2, 3, 4
pl.d.Dpal	plaque dentée du dermopaletin
pl.d.Ecpt	— — de l'ectoptérygoïde
Pl.int	plaque intercalaire
pl.p.mx	plaque postérieure du maxillaire
Pls	pleurosphénoïde
Pmx	prémaxillaire
Pop	préopercule
p.p.o.md	pore postérieur du canal mandibulaire
pr.a.Cor	processus antérieur du coracoïde

Source : MNHN, Paris

pr.alv.Pmx	processus alvéolaire du prémaxillaire
pr.alv.Dent	processus alvéolaire du dentaire
pr.art.ethm.lat	processus articulaire pour l'ethmoïde latéral
pr.art.Mx	— — du maxillaire
pr.art.Pmx	— — — prémaxillaire
pr.asc.La	— ascendant du lacrymal
pr.asc.Pmx	— — — prémaxillaire
pr.asc.Psph	— — — parasphénoïde
prd	prédorsal
pr.desc.ant.Hmd	processus descendant antérieur de l'hyomandibulaire
pr.desc.post.Hmd	— — postérieur — —
pr.épo.Pt	— du posttemporal pour l'épiotique
pr.int.Pt	— — — — l'intercalaire
pr.m.e.abr	— pour l'insertion du muscle élévateur du 4e arc branchial
pr.mx.Dpal	processus maxillaire du dermopalatin
Pro	prootique
pr.op	processus opercularis
pr.p.Cor	processus postérieur du coracoïde
pr.p.mx.Pmx	processus postmaxillaire du prémaxillaire
pr.p.pelv	— postérieur pelvien
Pspb	parasphénoïde
Pt	posttemporal
Pto	ptérotique
PU1 + U1	complexe uroterminal
PU2, 3 ...	vertèbre préurale 2, 3 ...
Q	carré
R.br	rayon branchiostège
r.m.d	rayon marginal dorsal
r.m.v	— — ventral
S	symplectique
Sca	scapula
SCl	supracleitbrum
s.méd.Mx	saillie médiane du maxillaire
Smx1	supramaxillaire antérieur
Smx2	supramaxillaire postérieur
Socc	crête supraoccipitale
Sop	sousopercule
sos	méplat suboculaire (sub ocular shelf)
Spo	sphénotique
St	stégural
Stp	supratemporal
t.art.Hmd	tête articulaire de l'hyomandibulaire
U2 + Ur (ou U2)	complexe uropseudurostylaire
Ud	urodermal
Uhy	urobyal
Un	uroneural
V.abd	vertèbre abdominale
V.p.abd	— postabdominale
Vo	vomer
z.c	zone cartilagineuse
AMNH	American Museum of Natural History, New-York (USA).
AUB	American University of Beirut (Liban).
BMNH	British Museum of Natural History London (Grande Bretagne).
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard (USA).
MNHNP	Museum national d'Histoire naturelle à Paris (France).
MNHL	Museum d'Histoire naturelle de la Ville de Lyon (France).
RSM	Royal Scottisb Museum, Edinburgh (Grande Bretagne).

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

Division des TELEOSTEI : selon G. J. Nelson, 1969
Cohorte des EUTELEOSTEI : P. H. Greenwood & al., 1967
Super-ordre et ordre *Incertae sedis*

Famille des PHARMACICHTHYIDAE C. Patterson 1964

Diagnose émendée : Poissons au corps plus ou moins haut et aplati. Os de la tête non ornementés à l'exception de quelques rides très fines sur l'appareil operculaire. Crête supraoccipitale très haute, en aiguillon. Région préorbitaire très allongée. Bouche petite, terminale. Antorbital absent. Orbitosphénoïde présent. Ethmoïde latéral n'atteignant pas le parasphénoïde et relié à la région ptérygo-carrée par un long processus. Entoptérygoïde denté. Suspensorium incliné vers l'arrière. 24-26 vertèbres dont 10 abdominales. Épines neurales doubles. Côtes très longues insérées sur des processus transverses. Epineuraux et épipleuraux présents. Nageoires dorsale et anale très longues précédées par un rayon plus ou moins épineux portant antérieurement une série de crochets. 2 prédorsaux, le premier formant crochet à l'avant. Axonostes proximaux des nageoires impaires munis d'expansions mésiales s'imbriquant fortement les unes dans les autres selon des lignes brisées. Nageoire caudale comprenant 19 lépidotriches dont 17 branchus. Hypurostégie très marquée. Epine neurale de la vertèbre préurale 2 courte, 6 hypuraux, stégural soudé au complexe uroterminal. Coracoïde très développé. Nageoires pelviennes subthoraciques comprenant 6 rayons, le premier portant des crochets. Écailles très fines, cycloïdes, petites, couvrant le corps, la joue et l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

Genre PHARMACICHTHYS A. S. Woodward 1942

1. — *Analyse taxonomique*

1942 — *PHARMACICHTHYS* : A.S. Woodward, p. 542, fig. 1, Pl. V, fig. 2.

Diagnose : Identique à celle de la famille.

Espèce-type : *Pharmacichthys venenifer* du Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

PHARMACICHTHYS venenifer A. S. Woodward
Pl. I, fig. 1-2 ; Pl. II, fig. 1-2 ; Pl. IV, fig. 2

1942 — *Pharmacichthys venenifer* : A.S. Woodward, p. 542, fig. 1, Pl. V, fig. 2.
1964 — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : C. Patterson, p. 398, fig. 85.
1968 — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : C. Patterson, p. 63.

Source : MNHN, Paris

Diagnose émendée : *Pharmacichthys* pouvant atteindre 60 mm de longueur totale. Hauteur maximale du tronc égale aux 3/5 de la longueur standard. Tête plus longue que haute. Nageoire dorsale composée d'un rayon épineux suivi de 17 lépidotriches. Nageoire anale présentant une petite épine suivie de 22 ou 23 lépidotriches.

Holotype : Spécimen n° 104699 (contre-empreinte numérotée 104691) appartenant à l'American University of Beirut (Liban).

Matériel : Spécimens conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) : n° 1939-13-346, 1946-17-136 et 138 (Collection C. Arambourg). N^{os} HAK-73-1, 5, 6, 7, 9, 10, 15, 16 et 46 (Collection M. Gaudant), tous attaqués à l'acide (ainsi que le n° 1939-13-346). Outre l'holotype, deux spécimens sont conservés à l'American University of Beirut, et deux autres au British Museum (Nat. Hist) (Londres).

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Mensurations : cf. p. 19.

Formules : C.V. = 10 + 16 (4)
D = (1) + 17 / (17)
A = I + 22 / (22)
Pect = 11
Pelv = (1) + 5
Caud = 7 + I + 9 — 8 + I + 7
Smith & Bailey = 0 — 0 — 1 — —

PHARMACICHTHYS numismalis nov. sp.

Pl. III, fig. 1-2, Pl. IV, fig. 1, Pl. V, fig. 1-2

Diagnose : Petit poisson au corps arrondi, pouvant atteindre 40 mm de longueur totale — Hauteur maximale du tronc égale à la longueur standard — Tête presque deux fois plus haute que longue — Nageoire dorsale composée d'une épine vraie et de 18-19 lépidotriches dont le second, non bifurqué, est très long — Nageoire anale composée d'une épine vraie et de 24-25 rayons.

Holotype : Individu conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris sous le numéro HAK-73-3. (Préparé à l'acide).

Matériel : En plus de l'holotype, 6 spécimens sont conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum à Paris : HAK-73-2 et HAK-73-11 (tous deux inclus dans la résine et préparés à l'acide), HAK-73-12, HAK-73-14, HAK-73-61 et 1939-13-135.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Formules : C.V. = 10 + 16 (4)
D = I + 2 + 16-17 / (18-19)
A = I + 24-25 / (24-25)
Pect = 11
Pelv = (1) + 5
Caud = 7 + I + 9 — 8 + I + 6
Smith & Bailey = 0 — 0 — 1 — — —

Source : MNHN, Paris

Mensurations comparées des deux espèces (en mm)

	L. T.	L. st	H. tr	H. tête	L. tête	L. lep. D
P. venenifer						
104699 et 104691 (Holotype)	—	43	24	—	17	—
HAK-73-1	47	39	21	15	15	—
HAK-73-7	29	21,5	14,5	9	88	10
HAK-73-9	29	20	13,5	10	10	—
P. numismalis						
HAK-73-3 (Holotype)	34	29	30	21	11	22
HAK-73-2	27	22	24	18	9	19
HAK-73-11	39	32	31	22	12	—

Une troisième espèce de *Pharmacichthys* est présente dans le Cénomanien des environs de Ramallah (Monts de Judée) (M. Gayet, 1980b).

La description ci-après du genre *Pharmacichthys* est essentiellement basée sur la nouvelle espèce *P. numismalis*. Cependant, il sera fait appel à l'espèce *P. venenifer*, soit pour noter des différences anatomiques, soit pour rectifier les descriptions déjà faites par les auteurs.

II. — *Description anatomique comparée des* P. venenifer *A. S. Woodward et* P. numismalis *nov. sp.*

1) Forme générale du corps

Petit poisson au corps plus ou moins losangique, dont la longueur standard peut atteindre 32 mm. La hauteur maximale du tronc est à peine inférieure à la longueur standard. Le point le plus haut de la ligne dorsale se situe au niveau du début de la nageoire dorsale, tandis que le point le plus bas correspond exactement à l'extrémité postérieure des os pelviens. Les nageoires dorsale, anale et pelviennes sont précédées d'un rayon plus ou moins épineux muni de crochets recourbés. Tout le corps est recouvert d'écailles cycloïdes très fines. Il n'y a pas d'écussons ventraux.

2) Description de la tête (fig. 1-12)

A. *Le neurocrâne* (fig. 1-5).

En avant de la tête, le mésethmoïde (*Mesth*) est relativement peu ossifié. En vue latérale il se présente sous forme d'un triangle à côtés incurvés, rappelant le mésethmoïde des Pattersonichthyiformes. La base de ce triangle assure l'articulation avec le processus articulaire du maxillaire. Cette partie triangulaire est reliée par une fine plaque osseuse de forme ovalaire à son homologue situé symétriquement par rapport au plan sagittal.

Chez *P. venenifer* (fig. 1), le processus médian du mésethmoïde présente un développement plus important tandis que les parties latérales sont réduites à des éléments aliformes occupant une position postéro-dorsale. En vue dorsale, le mésethmoïde présente une forme en X. Dans l'échancrure antérieure prennent place les processus ascendants des prémaxillaires.

Source : MNHN, Paris

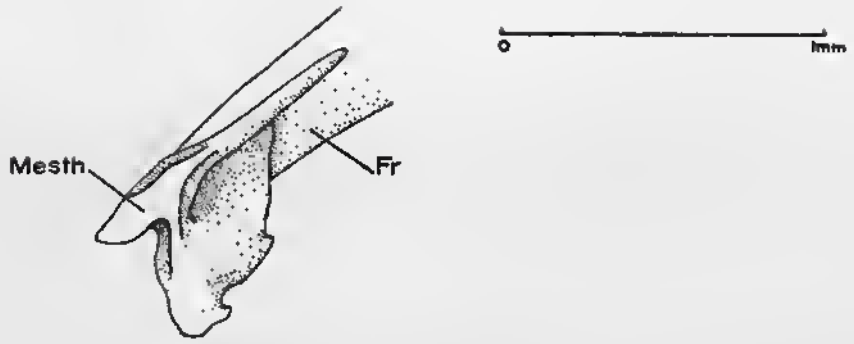


Fig. 1. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : Vue latérale gauche du mésethmoïde. D'après l'individu MNHNP. HAK-73-10.

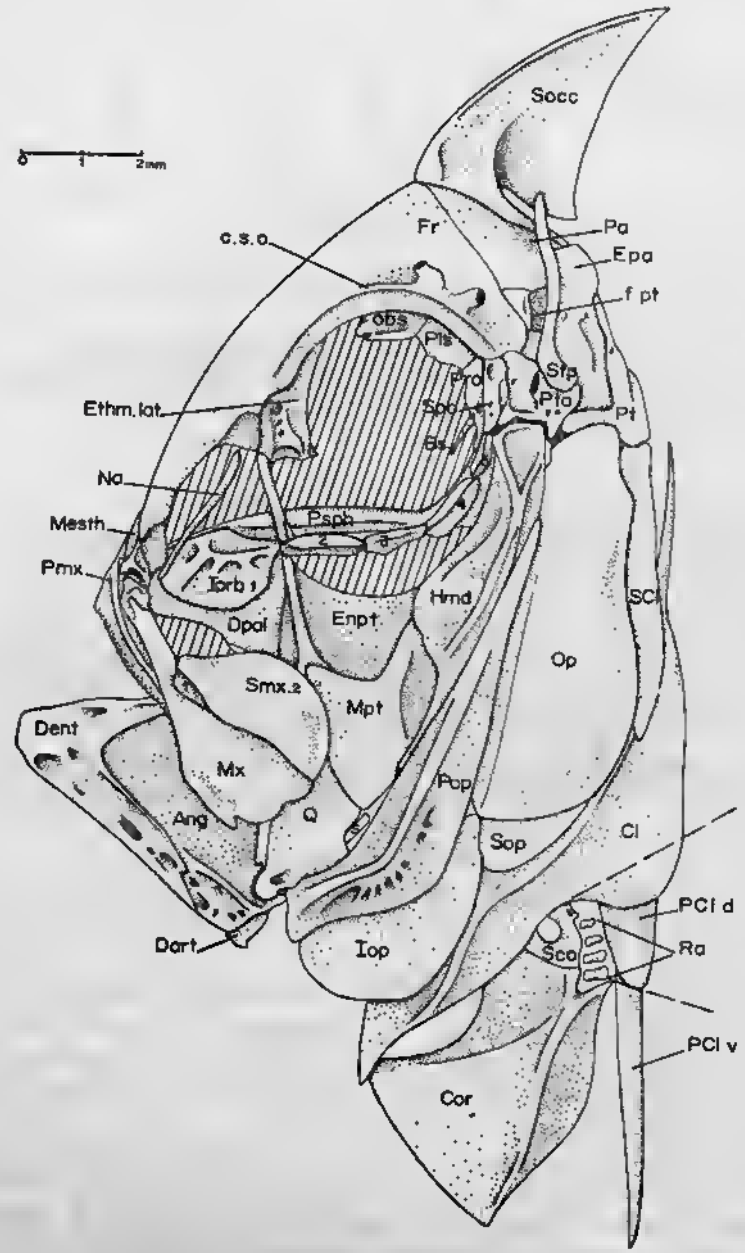


Fig. 2. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Vue générale de la tête. D'après l'individu MNHNP. HAK-73-3 (holotype).

Source : MNHN, Paris

En arrière du mésethmoïde, latéralement, un os très long et très fin, peu ossifié, peut être interprété comme étant un nasal (*Na*). Il longe toute la partie antérieure des frontaux située en avant des ethmoïdes latéraux.

En arrière du mésethmoïde, les frontaux (*Fr*) présentent un très fort développement puisqu'ils dépassent très nettement, vers l'avant et vers l'arrière, les limites de l'orbite. A l'avant des ethmoïdes latéraux, les frontaux portent un fort processus qui sépare l'orbite proprement dite de la région préorbitaire très développée. Les frontaux sont séparés sur leur 1/3 postérieur environ, par le supraoccipital (*Socc*), et par les pariétaux. Les limites de la fosse posttemporale sont constituées par les pariétaux (pour le toit), par les ptérotiques (pour le plancher) et les épiotiques (pour le mur interne). Une zone cartilagineuse devait exister à la limite épiotique-ptérotique. Le canal supraorbitaire (*c.s.o*), visible seulement dans la partie des frontaux située au-dessus de l'orbite, se divise en deux diverticules fortement en relief par rapport à l'os, et dirigés respectivement en direction antéro-dorsale et postérieure. Tous deux s'ouvrent par un large pore. Le tracé du canal supraorbitaire est semblable à celui observé chez *Aipichthys* (fig. 25), néanmoins le diverticule antéro-dorsal n'atteint pas ici le même développement puisqu'il ne rejoint pas son homologue dans le plan sagittal.

Les pariétaux (*Pa*), relativement grands, triangulaires, sont circonscrits par les frontaux, le supraoccipital et les épiotiques. Ils entrent en contact avec les ptérotiques.

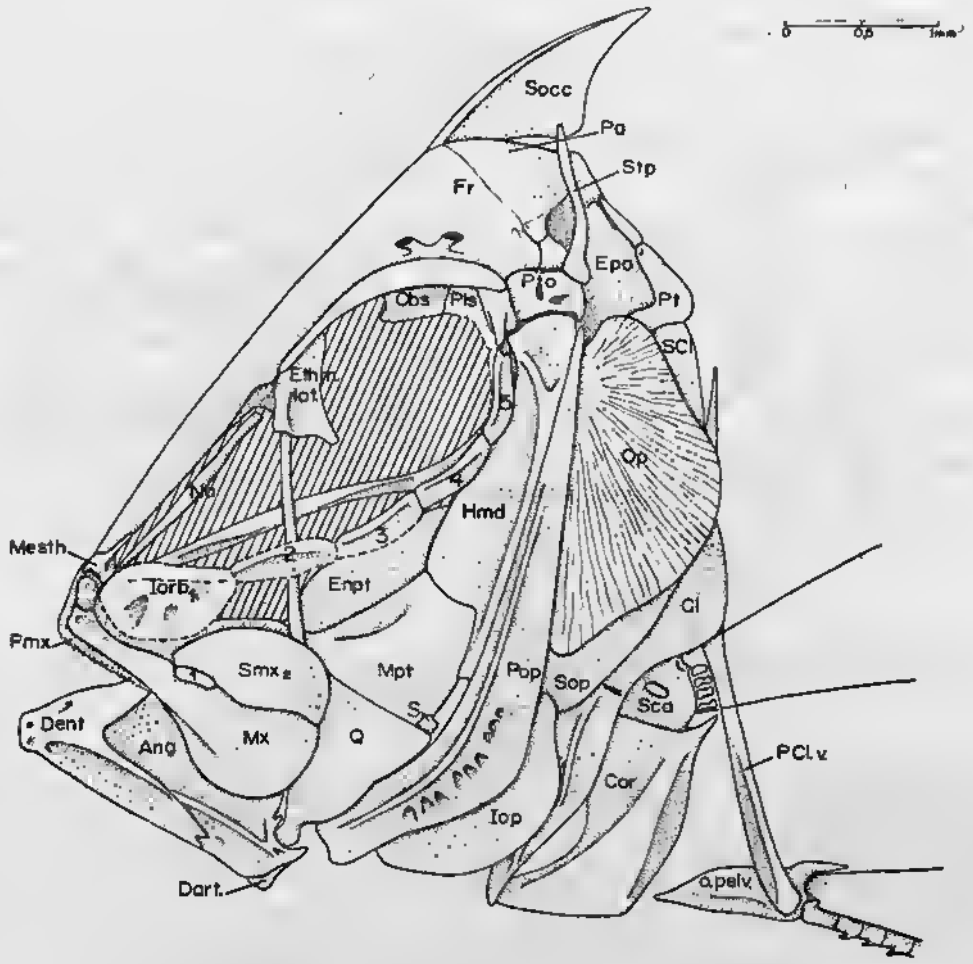


Fig. 3. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : Vue générale de la tête.
D'après l'individu MNHNP. HAK-73-7.

Source : MNHN, Paris

Le supraoccipital (*Socc*) est caractérisé par un très fort développement de sa crête en aiguillon. Le bourrelet antérieur, très fin, (beaucoup moins développé que chez *Aipichthys*) limite un bord convexe. Le bord postérieur concave détermine la forme très pointue de l'extrémité supérieure de la crête. La partie inférieure du bord postérieur forme une invagination assez profonde qui atteint le milieu de l'os et accentue ainsi la légèreté de la crête.

En arrière des pariétaux et des frontaux, les épiotiques (*Epo*) sont très développés. Participant à la formation de la fosse posttemporale, ils présentent au niveau de celle-ci, mais plus en arrière, un fort processus sur lequel vient s'appuyer le processus épiotique du posttemporal.

Les ptérotiques (Pto) (fig. 4) sont semblables dans leur configuration à ceux d'*Aipichthys* (fig. 25). Le canal sensoriel (*c.s*) entre par un pore allongé situé dans la partie postéro-dorsale de l'os. Il se divise en 3 branches. L'une, inférieure, s'ouvre peu après par un pore allongé (*fo.br.c.s.pop*) porté par une protubérance en forme de cheminée située sur le bord latéral de l'os ; elle se dirige vers le préopercule. La deuxième branche emprunte un canal longitudinal à peu près horizontal qui s'ouvre par un pore vertical (*fo.br.c.s.fr*) situé à la limite du frontal, en direction du canal supraorbitaire. La 3e branche court vers le haut dans un canal traversant un processus osseux qui forme le mur latéro-externe de la fosse posttemporale (*m.l.ex.fpt*) ; elle s'ouvre par un large pore arrondi (*fo.br.c.s.fpt*) et se dirige vers la fosse posttemporale.

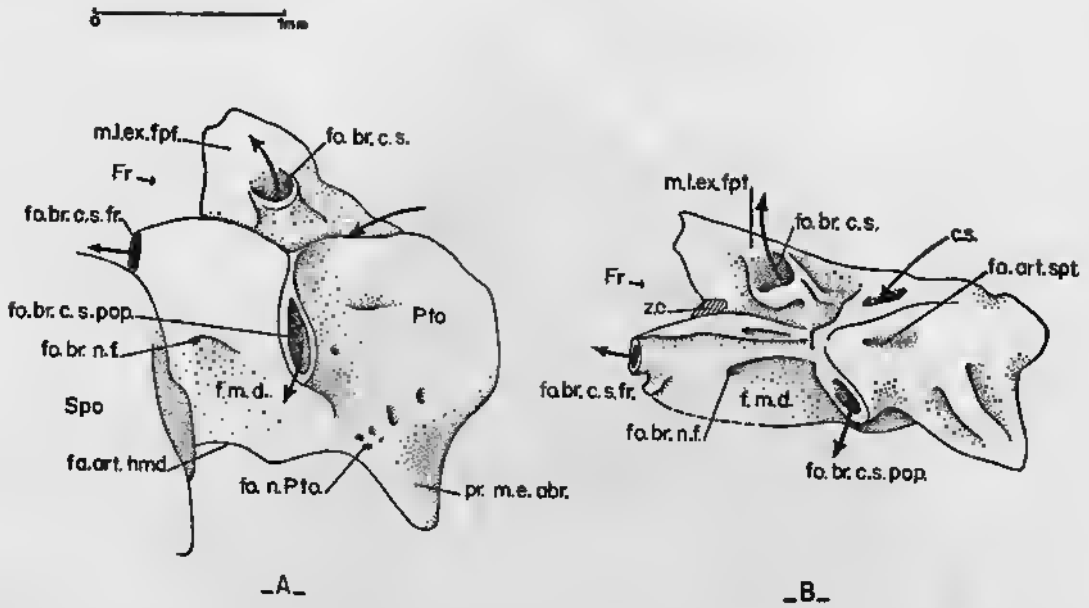


Fig. 4. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Ptérotique gauche A) en vue latérale externe ; B) en vue supérieure. D'aprés l'individu MNHNP. HAK-73-3 (holotype).

La partie antéro-ventrale du ptérotique est légérement excavée et constitue, avec la partie postérieure du sphénotique (*Spo*), la fosse pour le muscle dilatateur de l'opercule (*f.m.d*). Les 2/3 du bord inférieur du ptérotique forment la facette d'articulation pour l'hyomandibulaire (*fa.art.hmd*). Un peu en arrière des foramens des nerfs du ptérotique (*fo.n.Pto*), un large processus (*pr.m.e.abr*), dirigé vers le bas, sert de support au point de fixation du muscle élévateur du 4e arc branchial. Une facette peu profonde, située postérieurement par rapport au pore de sortie de la branche sensorielle de l'hyomandibulaire, correspond à la facette articulaire du supratemporal (*fa.art.stp*).

En avant des ptérotiques, les sphénotiques (*Spo*) présentent un développement plus réduit que chez *Aipichthys*. A la partie supérieure du bourrelet, la présence d'un énorme pore indique le passage d'une branche du nerf optique.

Source : MNHN, Paris

Chez *P. venenifer*, les spbénotiques, dont la largeur semble plus importante que chez *P. numismalis*, présentent postérieurement un processus saillant dont le bord inférieur participe à la constitution de la facette d'articulation de l'hyomandibulaire.

Les intercalaires sont de petits os quadrangulaires, aux limites mal définies, qui sont situés en arrière des processus inférieurs des ptérotiques (*pr.m.e.abr*). Ils assurent l'articulation des processus intercalaires des posttemporaux (*pr.int.Pt*).

Les prootiques (*Pro*) sont peu visibles. Seul l'orifice du nerf III y est identifiable. Avec le prootique s'articule un très petit basisphénoïde (*Bs*) qui n'est absolument pas comparable à celui d'*Aipichthys* et qui n'entre pas en contact avec le parasphénoïde (*Psph*).

Si les limites des exoccipitaux et du basioccipital sont difficiles à observer, le condyle d'articulation avec le squelette post-crânien est observable chez *P. venenifer*. Il est probable que ce condyle soit tripartite, puisque, en vue latérale, l'articulation de la 1re vertèbre abdominale avec les exoccipitaux est en retrait par rapport au condyle du basioccipital. Néanmoins, cette articulation, visible sur l'individu HAK-73-7, est difficilement interprétable.

En avant du basioccipital, la partie ventrale du neurocrâne est constituée par le parasphénoïde (*Psph*) et par le vomer (*Vo*). Le parasphénoïde de *Pharmacichthys* est caractérisé par une importante courbure dessinant une concavité vers le bas (une très légère courbure peut être observée chez *Aipichthys*). Le vomer, visible chez *P. venenifer*, présente à l'avant une plaque dentée en forme de V très ouvert.

A l'intérieur de l'orbite, l'ethmoïde latéral (*Ethm.lat*) est très réduit comparé à celui d'*Aipichthys*. En effet, sa hauteur équivaut à la moitié de la hauteur de l'orbite mesurée à son niveau. Comme chez *Aipichthys*, le bord antérieur est très épaissi en bourrelet, mais il présente une facette articulaire, légèrement ovale, dirigée vers le bas. Sur cette facette vient s'articuler un très long processus osseux issu de la région palato-carrée (p. 24). De nombreuses cavités donnent une allure spongieuse à la dépression située en arrière du bourrelet.

L'orbitosphénoïde (*Obs*) n'est pas très développé. Il ne présente pas de lenêtre latérale et une simple échancrure pour le passage du nerf I est observable à sa partie antéro-ventrale. Le pleurosphénoïde (*Pls*), très mal délimité, lui fait suite. Le basisphénoïde a été décrit avec le prootique.

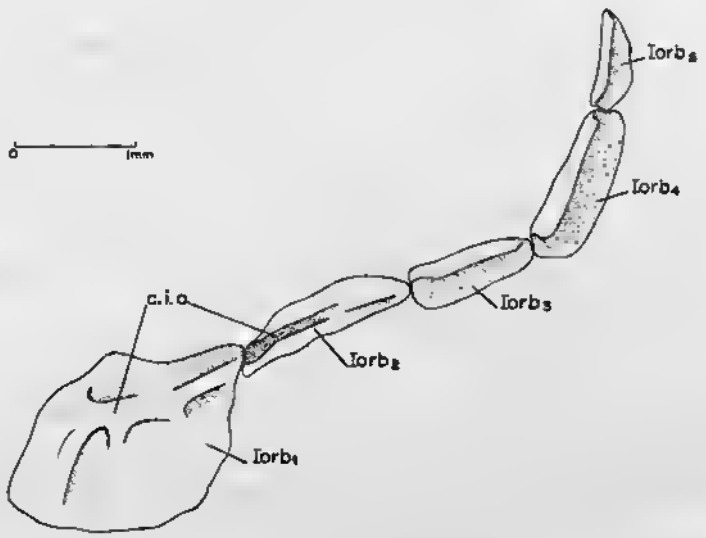


FIG. 5. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. Série infraorbitaire gauche en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP. HAK-73-3 (holotype).

Source : MNHN, Paris

La série infraorbitaire (fig. 5) se compose des 5 os habituels : le lacrymal ou infraorbital 1 (*Ioro 1*), ovalaire, est beaucoup plus haut que les infraorbitaux suivants (*Iorb 2 à 5*) ; l'infraorbital 4 semble plus développé que les précédents. Le bord inférieur de toute la série est parfaitement lisse. Le canal infraorbitaire (*c.i.o*) court le long des infraorbitaux postérieurs, sous un fin rebord osseux ; au niveau du lacrymal, il s'élargit et se divise en 4 canalicules. Aucune trace de méplat suboculaire n'a pu être observée. Par ailleurs, le lacrymal ne présente pas de processus antéro-supérieur.

B. *Le splanchnocrâne* (fig. 2, 3, 6-12).

a) Région ptérygo-carrée. (fig. 6, 7)

Le carré (*Q*) est très dissymétrique car la longueur de son bord antérieur représente 1,5 fois celle de son bord postérieur. Ce dernier est renforcé juste au-dessus du condyle quadrato-mandibulaire, par un léger bourrelet très limité en longueur. L'extrémité antérieure du préopercule prend place sous ce bourrelet, tandis que la mandibule vient buter contre lui lors de l'ouverture de la bouche. La gouttière destinée au symplectique est étroite et peu profonde. A son niveau, le bord supérieur de l'os dessine une indentation bien marquée.

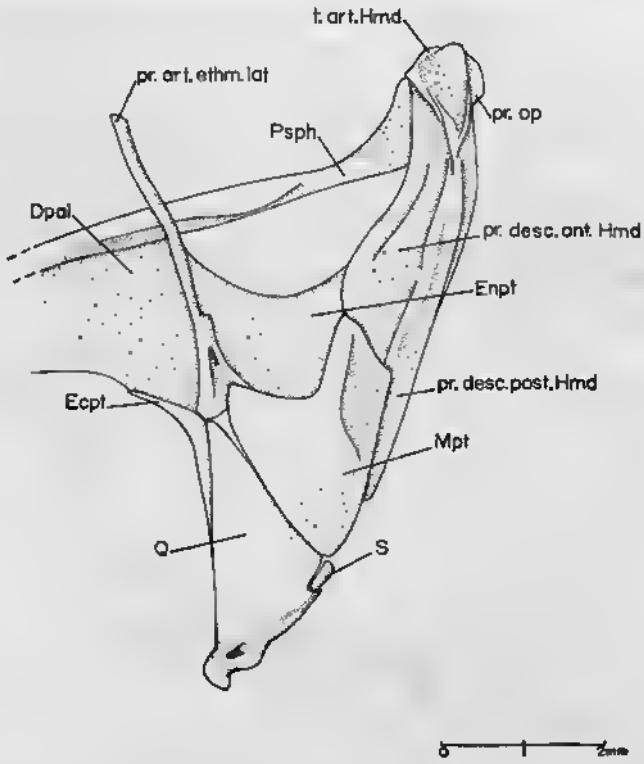


Fig. 6. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Joue gauche en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

Le métaptérygoïde (*Mpt*) comprend une large plaque accolée par la presque totalité de son bord ventral, au bord supérieur du carré. De cette plaque part, vers le haut et vers l'arrière, un large processus épaissi antérieurement qui s'unit sur toute sa largeur avec le processus antérieur de l'hyomandibulaire (*pr.desc.ant.Hmd*).

Source : MNHN, Paris

L'ectoptérygoïde (*Ecpt*), trés petit, crescentiforme, s'accole à la moitié supérieure du bord antérieur du carré. Ses branches, sensiblement égales, font entre elles un angle d'environ 120°.

Chez *P. numismalis*, seule la partie postérieure du dermopalatin (*Dpal*) est conservée. Cet os qui s'appuie sur tout le bord supérieur de l'ectoptérygoïde, est relativement développé en hauteur puisqu'il atteint le niveau du parasphénoïde.

L'entoptérygoïde (*Enpt*) est limité, vers le bas et vers l'arrière, par le métaptérygoïde et par une partie du processus descendant antérieur de l'hyomandibulaire. Peu développé, il n'atteint pas le niveau du parasphénoïde. Toute sa partie inférieure, au moins, est recouverte de petites dents.

Limitant et séparant dermopalatin et entoptérygoïde, un long processus osseux s'élève de la zone de contact entre le métaptérygoïde, le carré et l'ectoptérygoïde et se dirige, en s'amincissant, vers l'ethmoïde latéral auquel il s'articule par la facette mentionnée précédemment. Chez *P. numismalis*, il est trés difficile de rapporter ce processus osseux à l'un ou l'autre de ces trois os de la région ptérygo-carrée. Chez *P. venenifer*, il apparaît clairement que cette ossification ne peut pas provenir du dermopalatin avec qui elle n'a aucun contact, mais plus probablement de l'ectoptérygoïde. Chez *P. judensis* découverte dans le Cénomanien des environs de Ramallah (Monts de Judée), (Gayet, 1980b), le métaptérygoïde présente un grand développement et présente une forme quadrangulaire ; de son angle antéro-supérieur s'élève le processus osseux précédemment décrit.

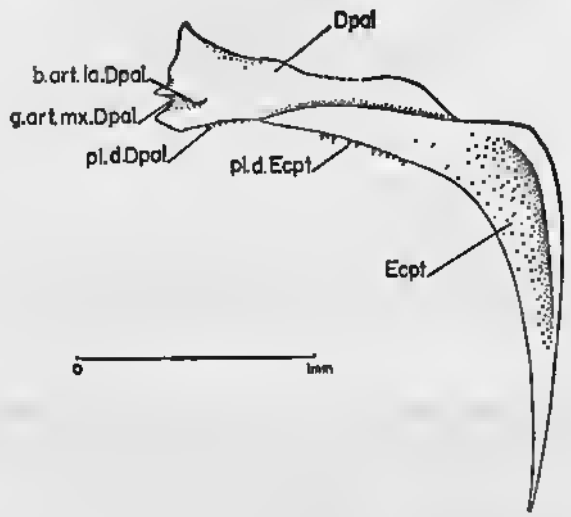


Fig. 7. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : Ectoptérygoïde et dermopalatin en vue latéro-externe. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-7.

Chez *P. venenifer*, les proportions des os de la joue sont totalement différentes. L'ectoptérygoïde est plus développé et l'angle de ses deux branches approche 90°. En vue latéro-externe, de petites dents pointues dépassent de son bord ventral sur les 2/3 environ de la longueur de la branche supérieure et sur la moitié antérieure du dermopalatin, mais il n'a pas été possible de définir, sur ces deux os, l'extension vers le haut de ces plaques dentées.

Mal conservé dans sa partie postérieure où il se superpose avec l'ectoptérygoïde, le dermopalatin est peu développé en hauteur et reste relativement assez éloigné du parasphénoïde. Le processus maxillaire (*pr.mx.Dpal*) présente à sa partie la plus antérieure une dépression encadrée par deux processus bien marqués (*g.art.mx.Dpal*) ; ces deux processus s'articulent dans deux dépressions séparées l'une de l'autre par un pont osseux (*b.art.dpal.Mx*) et qui sont portées par la face interne de la base du processus articulaire du maxillaire (*pr.art Mx*) (fig. 9).

Source : MNHN, Paris

b) Mâchoire supérieure (fig. 2, 3, 8, 9)

Le prémaxillaire (*Pmx*) rappelle incontestablement par sa forme celui de *Pateroperca*. Les processus ascendant (*pr.asc.Pmx*) et articulaire (*pr.art.Pmx*) ne sont pas séparés (le processus articulaire est d'ailleurs peu développé). Les extrémités supérieures des processus ascendants viennent s'encastrer dans la partie médiane ouverte du mésethmoïde. Un très fort bourrelet part de la base de ces deux processus pour s'effacer au niveau du processus post-maxillaire (*pr.p.mx.Pmx*) qui est peu développé. L'ensemble des processus ascendant et articulaire détermine un angle très obtus d'environ 140° avec le processus alvéolaire (*pr.alv.Pmx*). Ce dernier est court puisqu'il atteint seulement la moitié de la longueur du maxillaire. Il est bordé d'une série de petites dents pointues.

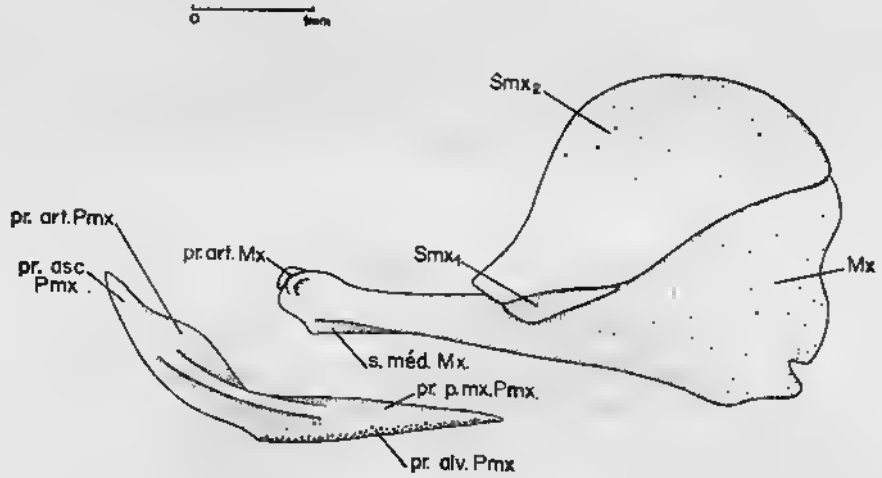


Fig. 8. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Mâchoire supérieure gauche en vue externe. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

Le maxillaire (*Mx*) participe par la moitié de sa longueur, au bord oral de la mâchoire supérieure, mais ne possède pas de dents sur son bord ventral. Son processus articulaire (*pr.art.Mx*), peu visible, vient s'articuler avec la partie antérieure de l'aile du mésethmoïde.

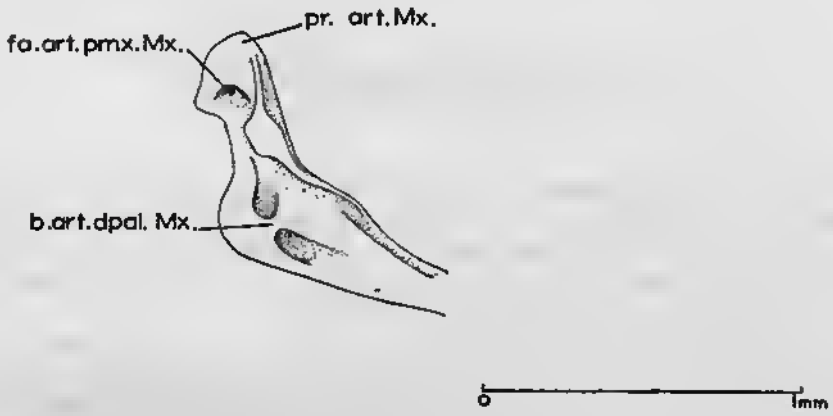


Fig. 9. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : Partie antérieure du maxillaire droit en vue interne. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-7.

Source : MNHN, Paris

Le maxillaire est surmonté par deux supramaxillaires. Le supramaxillaire postérieur (*Smx 2*) présente un développement similaire à celui de la plaque maxillaire. Un processus court et large recouvre le très petit supramaxillaire antérieur (*Smx 1*) surmontant la partie latéro-externe du maxillaire. Aucune ornementation n'est observable sur les os de la mâchoire supérieure.

c) Mandibule (fig. 2, 3, 10, 11)

Elle est haute puisque sa hauteur équivaut aux 2/3 environ de sa longueur. La majeure partie de la mandibule est formée par l'angulaire (*Ang*) qui constitue la presque totalité du processus coronoïde. Le bord alvéolaire, convexe, est constitué par le dentaire (*Dent*). En vue latéro-externe, aucune dent n'est visible mais il est probable que, comme chez *P. venenifer*, celles-ci aient été confinées sur la face interne de la mandibule et sur une faible hauteur. Les dents sont petites, coniques, serrées les unes contre les autres. Une profonde dépression (*d.lig*) est observable le long du processus alvéolaire, à mi-hauteur de celui-ci, sur la face externe du dentaire et correspond à l'insertion des ligaments de la lèvre (ligaments antérieurs maxillo-mandibulaires). Sur la face interne, on peut remarquer la présence d'une petite ossification du cartilage de Meckel (o.c.m). Le dermarticulaire (*Dart*), bien développé, occupe tout l'angle postéro-ventral de la mandibule et s'élève jusqu'au niveau du canal mandibulaire.

Le canal mandibulaire (*c.md*) court dans un tube fermé à une hauteur correspondant environ au 1/4 de la hauteur de la mandibule. De nombreux canalicules s'ouvrent à l'extérieur par de gros pores (*p.c.md*) ; 3 sont visibles à l'arrière du dentaire et 5 sur l'angulaire.

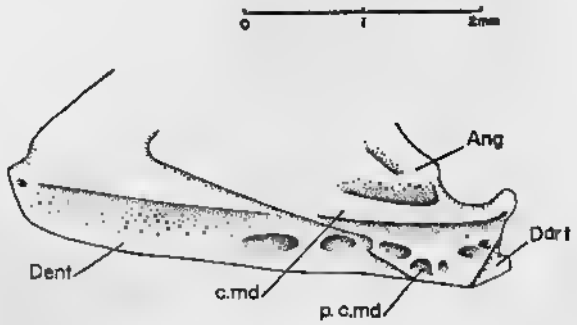


Fig. 10. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Mandibule gauche en vue externe.
D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

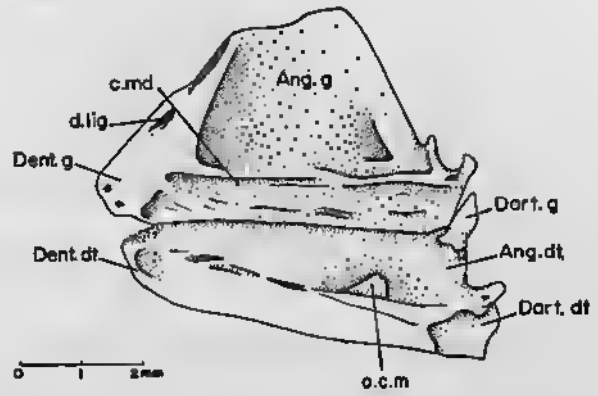


Fig. 11. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : Mandibules.
D'après l'individu MNHNP.HAK-73-7.

Source : MNHN, Paris

Lors de l'occlusion de la bouche, la mandibule se trouve en position très oblique puisque l'angle qu'elle forme avec le parasphénoïde approche alors 90°. Elle n'atteint pas le bord le plus antérieur du prémaxillaire.

d) Arc hyoïde et rayons branchiostèges. (fig. 6, 12)

L'hyomandibulaire (*Hmd*) présente une tête double (*t.art.Hmd*) qui s'articule essentiellement avec le ptérotique. Le processus opercularis (*pr.op*), court et robuste, est situé très haut ; de ce fait, il semble faire partie intégrante de la tête articulaire. Celle-ci se réduit vers le bas, formant un large bourrelet prolongé par un long processus (*pr.desc.p.Hmd*) accolé aux 2/3 supérieurs du bord postérieur du métaptérygoïde. Du bord antéro-ventral de la tête articulaire part une large plaque osseuse, fine, dont le bord antérieur, d'abord concave, dessine ensuite vers le bas une saillie arrondie vers l'avant. Cette plaque vient au contact de l'entoptérygoïde et s'accole sur toute sa largeur au processus métaptérygoïdien.

Le symplectique (*S*), très petit et très fin, est visible en vue externe en raison d'une importante indentation des bords supérieur et postérieur du carré (Q).

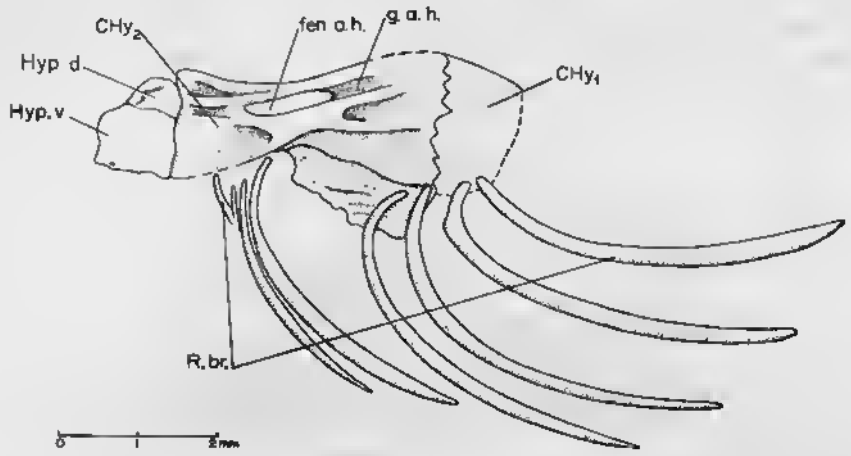


Fig. 12. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : Arc hyoïde gauche en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-7.

Cératohyaux et rayons branchiostèges sont bien visibles chez *P. venenifer*. Le cératohyal proximal (*CHy1*) dont les limites postérieures sont peu visibles, est lié au cératohyal distal (*CHy2*) par une suture en dents de scie. Ce dernier présente une forme en sablier. Toutefois, une plaque osseuse fine, contre laquelle devaient s'appuyer 3 rayons branchiostèges (*R.br*), est présente à la partie postérieure de son bord ventral. La gouttière abritant l'artère hyoïdienne (*g.a.h*), profonde, s'ouvre à sa partie médiane en une longue fenêtre de forme ovale (*fen.a.h*). En avant, les deux hypohyaux sont de taille inégale : l'hypohyal dorsal (*Hyp.d*) étant nettement plus petit que l'hypohyal ventral (*Hyp.v*). L'ensemble des deux os ne dépasse pas en hauteur le cératohyal distal.

Huit rayons branchiostèges sont observables. Aucun ne semble modifié. Apparemment, les six antérieurs s'articulent sur le cératohyal distal, les deux autres sur le cératohyal proximal.

e) Appareil operculaire (fig. 2, 3)

Le préopercule (*Pop*) est caractéristique avec son extrémité supérieure très étroite et son extrémité antéro-ventrale tronquée. Chez *P. numismalis*, il n'est pas très haut puisqu'il ne cache pas, en vue latérale externe, l'articulation hyomandibulo-operculaire. Étroit au sommet, le préopercule de *P. numismalis* s'élargit rapidement pour atteindre sa largeur maximale à l'angle de ses deux branches. Son bord

Source : MNHN, Paris

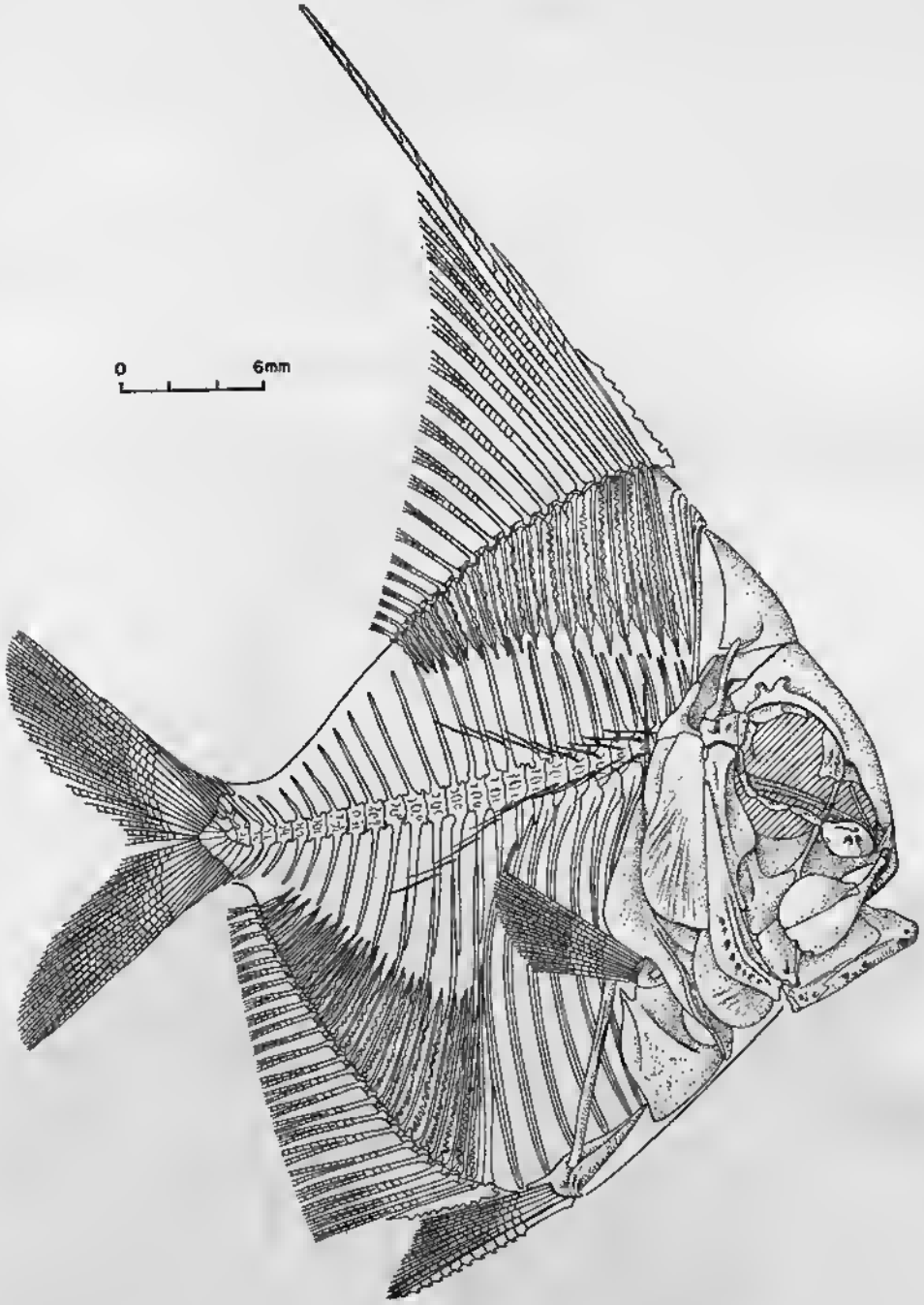


FIG. 13. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Vue générale.

Source : MNHN, Paris

antérieur s'appuie contre le bourrelet de l'hyomandibulaire. A sa partie la plus antérieure, il s'appuie contre un léger processus du carré.

Le canal préoperculaire court dans un tube fermé, formant un relief très marqué sur la face externe de l'os. Il s'ouvre par plusieurs canalicules situés sur la branche inférieure et sur la base de la branche supérieure. Aucune ornementation n'est observable à la surface de l'os.

L'opercule (*Op*), très allongé, possède un bord postérieur sinueux qui, convexe au niveau du processus opercularis, se déprime ensuite avant de former un angle postéro-ventral fa sant saillie vers l'arrière. De nombreuses rides très fines rayonnent à partir du processus opercularis. A l'angle de ce processus, il semble exister 2 ou 3 écailles.

Le sousopercule (*Sop*), très petit, un peu moins large que l'opercule, n'est pas ornementé.

L'interopercule (*Iop*) également lisse chez *P. numismalis*, ne présente pas de particularité notable si ce n'est la forme renflée de sa partie antérieure. Il semble qu'il soit faiblement ornementé chez *P. venenifer*.

3) Description du squelette post-crânien (fig. 13-23)

A. *La colonne vertébrale* (fig. 13-15).

Elle comprend 26 vertèbres : 10 abdominales et 16 postabdominales dont 4 participent au soutien des lépidotriches caudaux. Les centra apparaissent plus bauts que longs, ce caractère étant

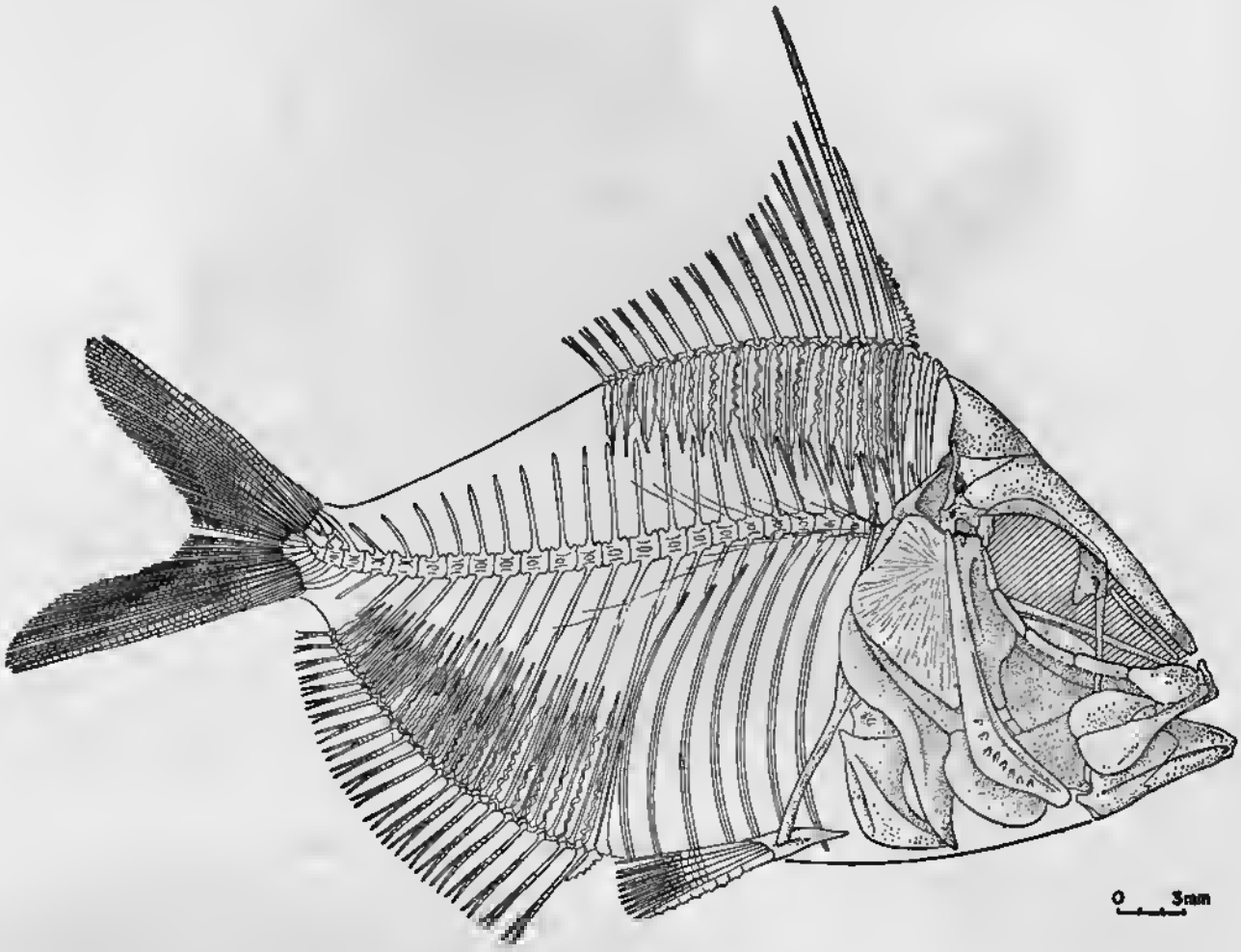


Fig. 14. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : Vue générale.

Source : MNHN, Paris

accentué par le fait que les arcs neuraux et hémaux sont tous soudés aux centra. Des prézygapophyses et des postzygapopbyses sont nettement distinctes du corps de la vertèbre. Les 8 premières vertèbres abdominales sont caractérisées par l'absence de fusion entre les épines neurales. Les 7 dernières vertèbres abdominales portent des côtes, toutes articulées à l'extrémité de processus transverses (*pr.tr*) larges et courts pour les premiers, puis s'allongeant rapidement pour les suivants. Les 5 premières paires de côtes sont très larges à leur point d'insertion et se recouvrent plus ou moins. Toutes les côtes sont très longues et atteignent le bord ventral de l'abdomen.

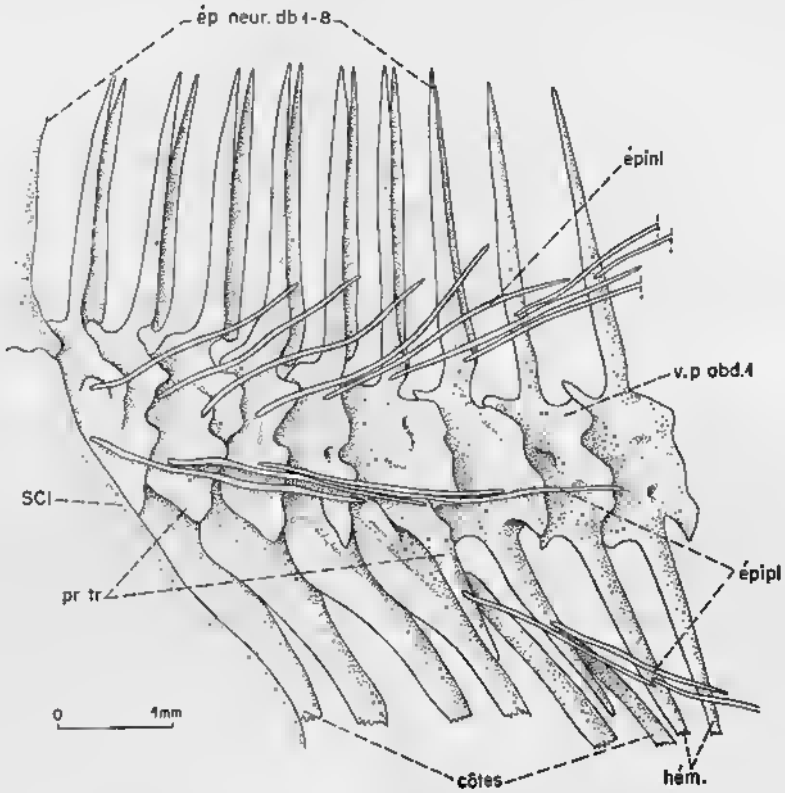


Fig. 15. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Vertèbres abdominales.
D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

En vue latérale, à mi-hauteur des premiers centra, se trouve une apophyse sur laquelle s'articulent des épineuraux (*épinl.*) longs et fins. Ceux-ci se détachent ensuite et s'éloignent progressivement des centra jusqu'à la 5e vertèbre postabdominale. Les épipleuraux (*épipl*), situés à la base des premières vertèbres abdominales, s'éloignent également de la colonne vertébrale jusqu'au niveau de la 6e vertèbre postabdominale.

A noter que les hémapophyses des 4 vertèbres postabdominales sont longées sur la moitié de leur longueur par une hémacanthe de taille comparable.

B. *Les nageoires impaires* (fig. 13, 14, 16-21).

a) La nageoire dorsale (fig. 13, 14, 16-18)

Elle est constituée par un rayon plus ou moins épineux suivi de 18 ou 19 rayons articulés. Chez *P. numismalis* le premier rayon est assez fortement élargi. Son bord antérieur est garni

Source : MNHN, Paris

de crochets irréguliers et peu marqués. Aucune séparation en articles n'est observable. Un fort bourrelet longitudinal sépare les crochets d'une plaque fine postérieure. En arrière du rayon muni de crochets, 2 rayons respectivement deux et quatre fois plus longs que celui-ci sont articulés mais pas bifurqués. Ils sont suivis de 17 rayons articulés et bifurqués, dont la longueur décroît rapidement puisque celle du dernier n'atteint pas la moitié de la longueur du rayon muni de crochets.

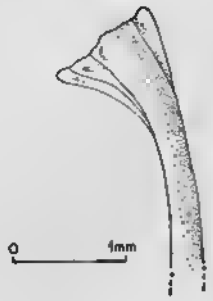


Fig. 16. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Premier élément inerme dorsal.
D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

La nageoire dorsale est précédée de 2 prédorsaux seulement ; le premier qui est nettement plus large que le second, résulte probablement de la soudure de plusieurs « prédorsaux » (cf. affinités), et forme une sorte de crochet vers l'avant. Ils sont suivis par 18 axonostes proximaux de longueur fortement décroissante du premier au dernier. Le premier axonoste est élargi à son extrémité distale. Les suivants, très aplatis dans le plan sagittal, possèdent des expansions lamellaires dont les bords sont dentelés de façon à s'imbriquer exactement dans les sinuosités des plaques contiguës. Les indentations, bien que de moins en moins accusées, existent cependant jusqu'au dernier axonoste.

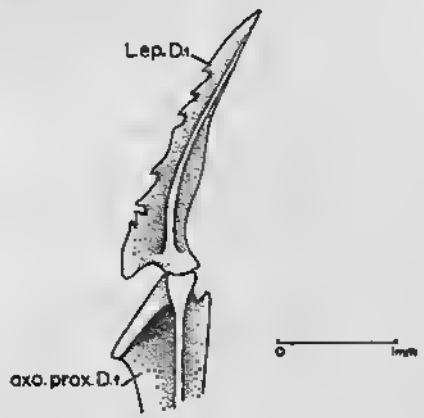


Fig. 17. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Premier lépidotriche de la nageoire dorsale.
D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

La nageoire dorsale débute au niveau de la première vertèbre abdominale et se termine sur la verticale de la seconde vertèbre postabdominale. La formule de Smith & Bailey est 0 — 0 — 1 — — — —.

Chez *P. venenifer*, la formule dorsale est légèrement différente puisqu'elle correspond à 1 + 17. En outre, le premier rayon, moins large et plus allongé, porte des crochets disposés presque régulièrement et nettement séparés du corps de l'os. Une séparation en articles est observable entre chaque crochet dans la partie osseuse située en avant du bourrelet. Contrairement au cas de *P. numismalis*,

Source : MNHN, Paris

c'est le second rayon qui est le plus grand mais sa longueur est relativement plus faible que chez cette espèce puisqu'il représente seulement un peu plus du 1/3 de la longueur standard (contre les 3/4 de cette même longueur chez *P. numismalis*).

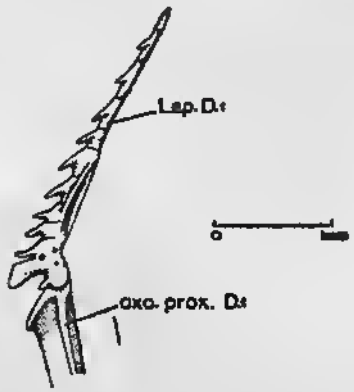


Fig. 18. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : Premier lépidotriche de la nageoire dorsale. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-7.

b) La nageoire anale (fig. 13, 14, 19)

Elle est composée d'un rayon muni de crochets, identique à celui de la nageoire dorsale, suivi de 24-25 lépidotriches, soutenus par 24-25 axonostes proximaux. La taille des lépidotriches est légèrement plus faible que celle des axonostes correspondants. Les 3 premiers axonostes, très proches les uns des autres, s'appuient sur l'hémacanthe de la première hémapophyse postabdominale. Le premier axonoste est légèrement élargi mais ne présente pas la moindre forme en crochet à son extrémité distale, comme c'est le cas chez *Aipichthys*. A l'exception des 2 premiers axonostes et des 5 derniers, les plaques lamellaires sont fortement indentées et emboîtées les unes dans les autres. La longueur du plus grand lépidotriche (le premier) n'atteint pas le double de celle du rayon muni de crochets. La nageoire anale débute sur la verticale de la première vertèbre postabdominale et se termine au niveau de la 12e vertèbre postabdominale.

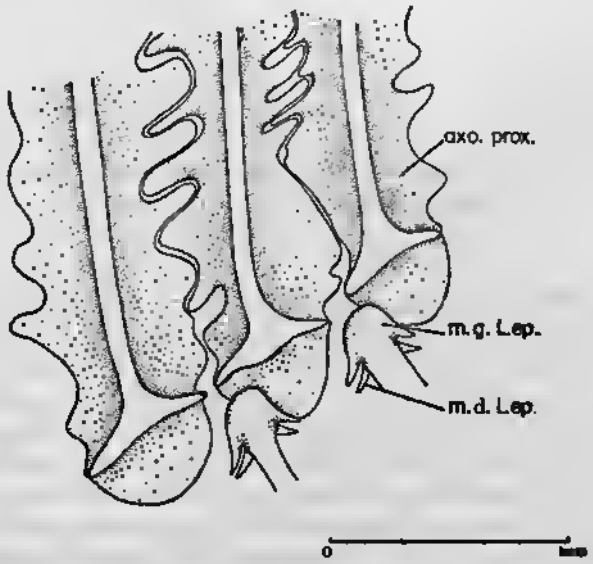


Fig. 19. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Schéma des axonostes proximaux de la nageoire anale. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

Source : MNHN, Paris

c) La nageoire caudale (fig. 13, 14, 20, 21)

La nageoire caudale, homocerque, est formée de deux lobes égaux. Elle est composée de 19 lépidotriches principaux dont 17 branchus, précédés dorsalement et ventralement par respectivement 7 et 6 rayons marginaux (*r.m.d* et *r.m.v*). Les lépidotriches de chaque lobe présentent une hypurostégie nettement plus marquée que chez *Aipichthys*. Entre le lépidotriche principal non bifurqué du lobe dorsal et le rayon marginal qui lui est accolé, existe une fenêtre caudale (*fen.caud*).

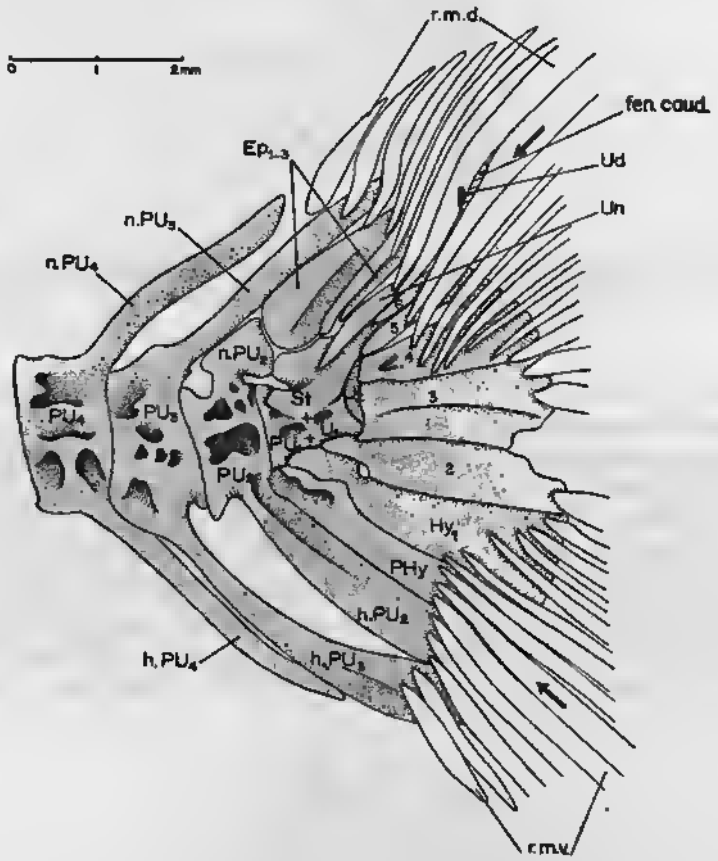


Fig. 20. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP.HAK-73-10.

Quatre vertèbres assurent le soutien des lépidotriches de la nageoire caudale : les vertèbres préurales 3 et 2 (*PU3* et *PU2*) ainsi que les complexes uroterminal (*PU1 + U1*) et uropseudurostylaire (*U2 + Ur*). Les épines hémale (*h.PU3*) et neurale (*n.PU3*) de la vertèbre préurale 3 sont légèrement élargies à leur extrémité distale. L'épine neurale courte de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) est caractérisée par sa forme en feuille très large. Elle est soudée au centrum vertébral. Au-dessus des deux complexes, le stégural (*St*) présente une échancrure antérieure rappelant celle observée chez les Cténothrissiformes ou chez certains Myctophiformes tels que *Nematonotus* ou *Acrognathus*. Il est soudé au complexe uroterminal. Latéralement par rapport à la plaque stégurale, se remarque un uroneural (*Un*) bien développé, tandis qu'un très petit urodermal (*Ud*) existe au niveau de la fenêtre caudale. Dans l'espace situé entre le stégural et les épines neurales des vertèbres préurales 2 et 3, prennent place 3 épuraux (*Ep 1 à 3*) ; le plus antérieur étant considérablement plus développé que les deux autres.

Source : MNHN, Paris

Ventralement par rapport aux deux complexes, on dénombre un parhypural (*PHy*) et 6 hypuraux (*Hy 1 à 6*). Tous les hypuraux présentent un développement sensiblement égal. Il n'y a pas de diastème entre les hypuraux 2 et 3, une fine plaque osseuse longeant ventralement l'hypural 3.

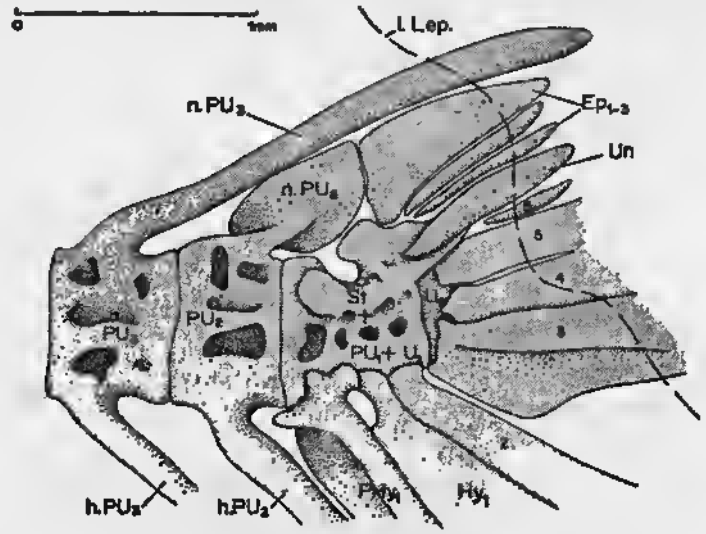


Fig. 21. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

C. *Le squelette appendiculaire* (fig. 13, 14, 22, 23).

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales (fig. 13, 14, 22)

Le supratemporal (*Stp*) est un os allongé, en forme de S, dont la base est légèrement renflée. Elle vient s'appuyer sur une facette du ptérotique (*f.stp.Pto*) et sur le pariétal.

Le posttemporal (*Pt*) est relativement petit. Les deux branches font entre elles un angle d'environ 60°. La branche épiotique (*br.épo.Pt*) est deux fois plus développée que la branche intercalaire (*br.int.Pt*).

Le supracleithrum (*SCl*), allongé et étroit, ne présente pas de particularité notable.

Le cleithrum (*Cl*) est caractérisé par une branche supérieure légèrement plus importante que la branche inférieure. Le bourrelet, épais, situé sur le bord antérieur de la branche supérieure, se déplace progressivement vers le milieu de la branche inférieure, pour se terminer sur le bord postérieur de celle-ci.

Le postcleithrum est très caractéristique avec sa partie supérieure (*PCl.d*), très longue et fine, qui dépasse largement vers le haut la branche supérieure du cleithrum et se termine à hauteur du milieu des épines neurales. La partie inférieure de l'os (*PCl.v*), plus épaisse, atteint l'os pelvien un peu en avant de l'articulation de la nageoire. Son extrémité distale paraît tronquée.

La scapula (*Sca*), petite, est perforée par un orifice assez important. 4 radiaux (*Ra*) assurent l'articulation des lépidotriches de la nageoire pectorale (le premier rayon s'articule directement avec la scapula).

Le coracoïde (*Cor*) présente un très fort développement postérieur, ce qui le fait entrer en contact avec les os pelviens qui occupent pourtant une position subthoracique avancée. En vue latérale externe, part, du processus supérieur en crochet, un bourrelet qui s'efface en s'élargissant vers la région inférieure de l'os. L'extrémité antéro-ventrale du coracoïde atteint le cleithrum peu au-dessus de la pointe inférieure de celui-ci.

Remarque : Si l'on observe le coracoïde de *P. venenifer*, on constate qu'il est moins développé vers l'arrière que celui de *P. numismalis*, mais que la position relative des coracoïdes et des os pelviens

Source : MNHN, Paris

est la même dans les deux cas. Il est par conséquent possible de considérer que chez *Pharmacichthys* la position subthoracique des nageoires pelviennes puisse être un caractère secondaire qui serait dû au développement des coracoïdes vers l'arrière.

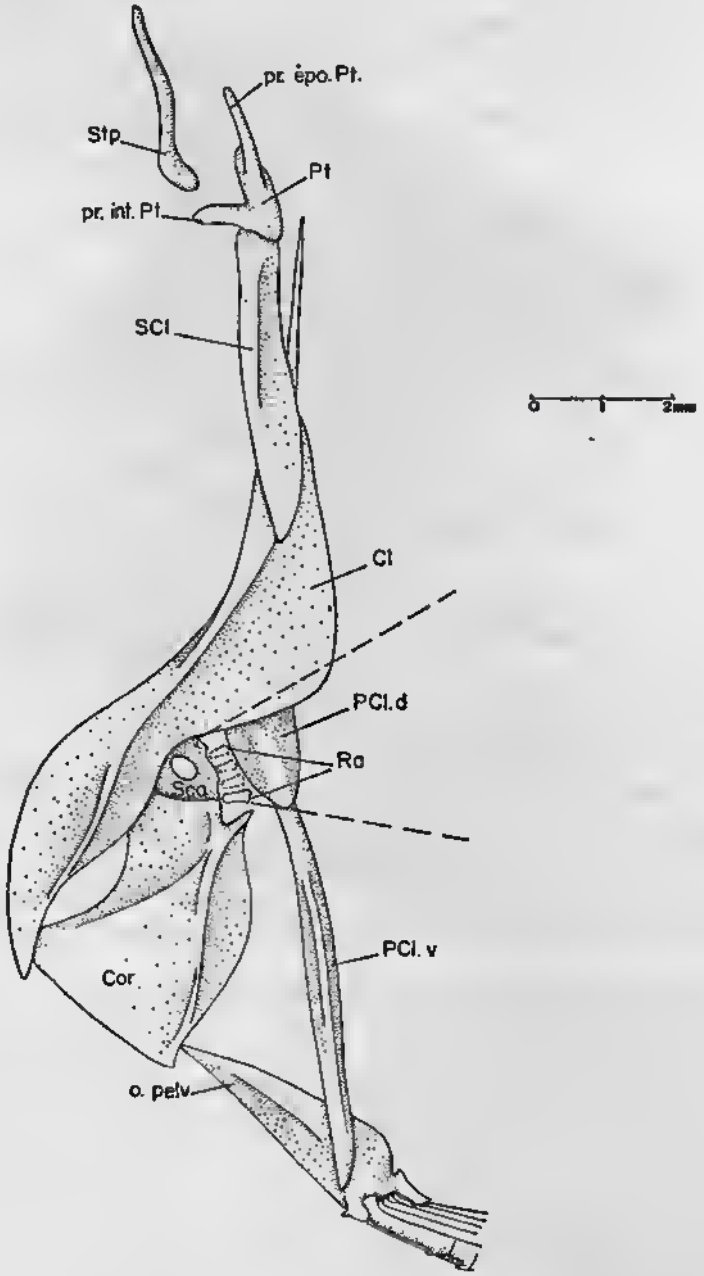


Fig. 22. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Ceinture scapulaire gauche en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

Les nageoires pectorales sont composées de 11 lépidotriches. Le premier n'est pas bifurqué. Comme chez toutes les autres nageoires, à l'exception de la nageoire caudale, les lépidotriches ne présentent qu'une seule bifurcation. L'extrémité distale des lépidotriches supérieurs atteint le processus transverse de la dernière vertèbre abdominale. La longueur des lépidotriches inférieurs est près de deux fois plus courte.

Source : MNHN, Paris

b) Ceinture et nageoires pelviennes (fig. 23)

Les os pelviens, de forme trapézoïdale, occupent une position subthoracique mais en position avancée puisqu'en contact avec les coracoïdes. Ils sont caractérisés par un très fort processus postérieur de longueur égale au tiers de celle du corps de l'os.

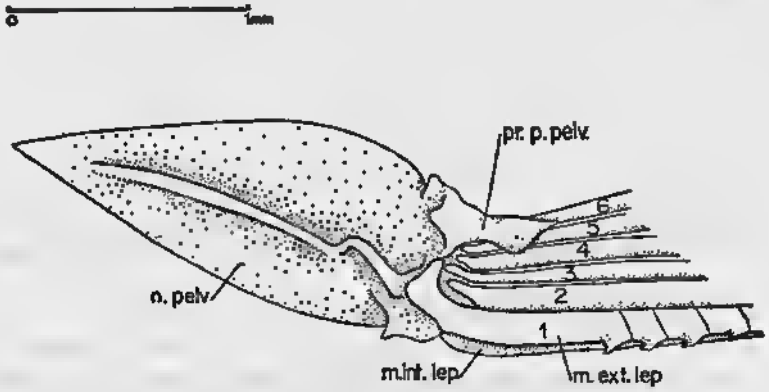


Fig. 23. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : Ceinture pelvienne gauche en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HAK-73-3 (holotype).

Les nageoires pelviennes se composent de 6 lépidotriches. Le premier, qui est aussi le plus long, possède une structure originale : en effet, sa moitié externe, et elle seulement, est formée d'articles qui portent chacun un crochet recourbé, dirigé vers l'avant. L'extrémité distale de ce rayon atteint approximativement la base du 7e lépidotriche anal. Les 5 autres, de plus en plus courts, présentent une seule bifurcation.

4) Les écailles

Le corps est recouvert d'écailles cycloïdes très fines. Il n'y a pas d'écusson ventral entre les nageoires pelviennes et la nageoire anale, comme chez *Aipichthys*. Deux ou trois écailles recouvrent l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

III. — *Historique et relations inter-spécifiques du genre* Pharmacichthys

Créé par A. S. Woodward en 1942, avec comme espèce-type *P. venenifer*, *Pharmacichthys* fut considéré par cet auteur comme l'ancêtre présumé des Chaetodontiformes et des Balistiformes. En 1945, A. S. Romer le situait parmi les Sclerodermi (= Balistoidei). En 1964, C. Patterson démontra clairement la nécessité de créer la nouvelle famille des Pharmacichthyidae, qu'il plaça alors au sein des Béryciformes, près de la famille des Aipichthyidae. Quant aux relations phylogénétiques de ce genre, l'auteur suggérait qu'elles fussent recherchées parmi les Acanthuroidei et les Balistoidei (p. 402). En 1968, cependant, C. Patterson (p. 94) signala que l'hypurostégie du squelette caudal observée chez *Pharmacichthys* réduisait toute possibilité de relations phylogénétiques entre ce genre et les deux groupes cités précédemment (Acanthuroides et Balistoides) chez lesquels les rayons caudaux ne sont pas modifiés. L'auteur suggéra alors (1968 ; 97) une relation possible entre *Pharmacichthys* et les Lampridiformes ; ceux-ci seraient issus des Dinopterygoïdei au sein desquels *Pharmacichthys* et *Aipichthys* seraient très proches des formes ancestrales des Lampridiformes. En 1969, dans son article publié en collaboration avec D. E. Rosen, C. Patterson confirma l'opinion précédente, et plaça *Pharmacichthys* et *Aipichthys* dans l'ordre des Lampridiformes. En 1973 enfin, D. E. Rosen s'en réfère à C. Patterson en ce qui concerne les relations phylogénétiques de ces deux genres.

Source : MNHN, Paris

Connu actuellement par 3 espèces (*P. venenifer*, *P. numismalis* et *P. judensis* [1]), le genre *Pharmacichthys* est caractérisé par un certain nombre de tendances évolutives que l'on peut définir comme suit :

1) Tendance à la réduction de la branche antérieure de l'ectoptérygoïde selon la séquence *P. venenifer-P. numismalis* (fig. 7 et 8). Cette tendance sera analysée de façon détaillée lors de l'étude des relations phylogénétiques de la famille des Pbarmacichtbyidae.

2) Tendance à la réduction de la plaque maxillaire dans la séquence *P. venenifer-P. numismalis*. Non seulement la plaque maxillaire postérieure située en arrière du prémaxillaire marque une tendance à la réduction de taille mais en outre la partie la plus postérieure du maxillaire présente un contour sinusoïdal pouvant faire penser à une régression osseuse.

3) Tendance à la formation d'une épine vraie à la nageoire dorsale dans la séquence *P. venenifer-P. numismalis*. Nous avons vu que, chez *P. venenifer*, le premier rayon dorsal porte des crochets bien développés, tandis que sur le corps de ce rayon, les limites des articles sont visibles. Chez *P. numismalis*, au contraire, les crochets tendent à s'effacer légèrement alors qu'il est totalement impossible de distinguer les limites des articles.

4) Tendance au développement de crochets sur l'épine anale selon la séquence *P. judensis*. *P. venenifer-P. numismalis*. Chez *P. judensis*, l'épine anale, très petite, présente un bord antérieur à peine craneté. Chez *P. venenifer* l'épine, de même taille, se caractérise par un bord antérieur portant l'ébauche de crochets. Chez *P. numismalis*, enfin, l'épine anale, beaucoup plus grande, est proche par sa configuration de l'épine dorsale.

5) Déplacement de l'os pelvien vers l'avant selon la séquence *P. venenifer-P. numismalis*. Chez *P. venenifer*, les os pelviens n'ont pas de contact avec les coracoïdes malgré un élargissement important des processus antérieurs de ces os. Chez *P. numismalis*, un tel contact existe mais il faut noter le plus fort développement vers l'arrière de l'os coracoïde, ce qui suffit à rendre possible la connexion entre coracoïde et os pelviens.

6) Problème du complexe hémaxanal. Cbez *P. judensis*, le premier axonoste de la nageoire anale est très court. A peine élargi, il n'est pas accolé au suivant. Les 3 premiers axonostes semblent s'appuyer vers l'avant sur la dernière côte (fig. 24). Cbez *P. venenifer*, et encore davantage cbez *P. numismalis*, le premier axonoste proximal de la nageoire anale est plus allongé, plus droit et accolé (sans toutefois qu'il y ait soudure) au second axonoste, lequel s'appuie sur l'bémacantbe de la première vertèbre post-abdominale.

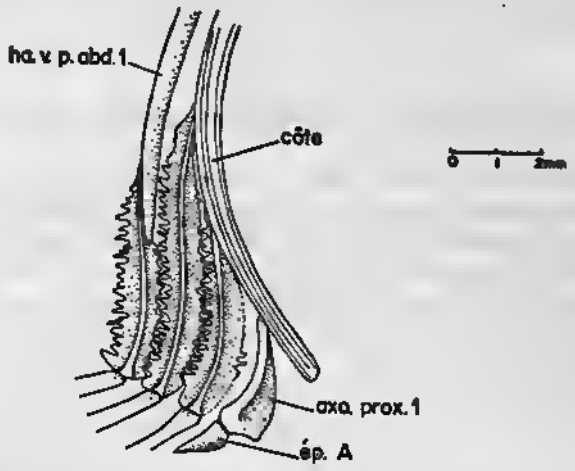


Fig. 24. — *Pharmacichthys judensis* : Premiers axonotes proximaux de la nageoire anale. D'après l'individu AJ. 64.

1. *P. judensis* en provenance de Ramallab, Monts de Judée. (M. Gayet, 1980b).

Source : MNHN, Paris

7) Disparition des plaques dermiques dorsale et ventrale de la nageoire caudale. Présentes chez *P. venenifer*, les plaques dermiques dorsale et ventrale disparaissent complètement chez *P. numismalis*.

En conclusion, on constate que les trois espèces de *Pharmacichthys* ont en commun les caractères spécialisés suivants :

1) des côtes très longues atteignant le bord ventral de l'animal,
2) un élargissement notable du processus antérieur du coracoïde,
3) un rayon plus ou moins épineux muni de crochets antérieurs aux nageoires dorsale, anale et pelviennes,
4) un développement remarquable de l'extrémité supérieure du cleithrum (dépassant la colonne vertébrale vers le haut),
5) l'absence de contact entre le dermopalatin et l'ethmoïde latéral par suite de l'allongement du museau vers l'avant,
6) la formation d'un processus unissant la région palato-carrée à l'ethmoïde latéral.

P. venenifer et *P. numismalis* ont en commun les caractères suivants qui les séparent de *P. judensis* :

1) une seule « épine » dorsale (*P. judensis* présente à la fois une petite épine antérieure identique à celle de la nageoire anale de *P. venenifer*, et un second rayon muni de crochets),
2) tendance à la disparition des plaques dermiques de la nageoire caudale,
3) tendance à la formation d'un complexe hémaxanal,
4) développement d'un processus palato-carré s'articulant avec l'ethmoïde latéral, constitué par l'ectoptérygoïde chez *P. venenifer* et *P. numismalis* et par le métaptérygoïde chez *P. judensis*.

P. numismalis se sépare de *P. venenifer* par :

1) un fort développement du corps en hauteur,
2) un contact entre nageoires pelviennes et coracoïdes (produit peut-être uniquement par le développement des coracoïdes vers l'arrière),
3) une épine dorsale vraie bien développée.

Les relations phylogénétiques existant entre *Pharmacichthys* et *Aipichthys* seront traitées après l'étude anatomique de ce dernier genre.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

Division des TELEOSTEI : selon G. J. Nelson, 1969
Cohorte des EUTELEOSTEI : P. H. Greenwood & al., 1967
Super-ordre des PARACANTHOPTÉRYGIENS : P. H. Greenwood & al., 1966

Famille des AIPICHTHYIDAE C. Patterson 1964

Diagnose émendée : Paracanthopterygii au tronc plus ou moins haut et aplati. Toit crânien peu ornementé présentant une forte crête supraoccipitale soit en aiguillon (supraoccipital seul), soit à développement antérieur (supraoccipital + frontal + mésetbmoïde). Bouche oblique plus ou moins longue, très protractile. Dermopalatin, ectoptérygoïde et entoptérygoïde très fortement dentés. Orbitosphénoïde présent. Antorbital absent. Infraorbitaux 2 à 5 nettement moins hauts que le premier infraorbital. 25 ou 26 vertèbres dont 10 ou 11 abdominales. Épineuraux et épipleuraux présents. Nageoires dorsale et anale très longues précédées par plusieurs épines robustes. Premier rayon articulé de la nageoire dorsale très long. Plaques mésiales des axonostes proximaux plus ou moins fortement indentées — Nageoires pelviennes thoraciques plus ou moins longues comprenant 6 ou 7 rayons — Nageoire caudale à 19 rayons principaux dont 17 branchus. Forte hypurostégie. Grandes écailles cycloïdes recouvrant le corps, la joue et l'angle antéro-dorsal de l'opercule. Écussons ventraux présents entre les nageoires pelviennes et anale.

Genre AIPICHTHYS F. Steindachner 1860

1. — *Analyse taxonomique*

1850 — *MICRODON* : F. Dixon, p. 369, Pl. XXXII, fig. 7.

1850 — *PLATAX* : F. J. Pictet, p. 19, Pl. 11, fig. 4.

1860 — *AIPICHTHYS* : F. Steindachner, p. 763, Pl. I ; fig. 1.

Diagnose émendée : Aipichthyidae dont la crête supraoccipitale, constituée uniquement par le supraoccipital, présente un bourrelet antérieur plus ou moins complet. Bouche petite. Côtes toutes portées par des processus transverses. 25 vertèbres dont 10 abdominales. Nageoires pelviennes très longues. Squelette caudal à 3 épuraux. Lépidotriches caudaux très longs.

Espèce-type : *Aipichthys preciosus* du Cénomanien de Comen.

En debors de l'espèce-type, 3 espèces d'*Aipichthys* sont connues au Liban : *A. minor* (F. J. Pictet), *A. velifer* A. S. Woodward, et *A. oblongus* nov. sp. (cf. description ci-après).

Dans le Cénomanien de Ramallah (Monts de Judée), un nouveau genre a été découvert et fait l'objet d'une publication séparée (la diagnose de la famille des Aipichthyidae tient compte de ce genre inédit), (M. Gayet, 1980b).

Source : MNHN, Paris

AIPICHTHYS minor (Pictet)
Pl. VI, fig. 1-2

1850 — *Platax minor* F. J. Pictet, p. 19, Pl. II, fig. 4.

1866 — *Platax minor* Pictet : F. J. Pictet & H. Humbert, p. 48, Pl. IV, fig. 1-3.

1887 — *Platax brevis* J. W. Davis, p. 524, Pl. XXV, fig. 4.

1901 — *Aipichthys minor* (Pictet) : A. S. Woodwarn, p. 428.

1964 — *Aipichthys minor* (Pictet) : C. Patterson, p. 393.

1968 — *Aipichthys minor* (Pictet) : C. Patterson, p. 62, fig. 11.

Diagnose : *Aipichthys* dont la longueur standard n'excède pas 60 mm. Nageoire dorsale composée de 2 épines suivies de 27 à 29 rayons. Premier lépidotriche dorsal atteignant la moitié de la hauteur du tronc. Crochet du premier axonoste dorsal formant un angle droit par rapport au corps de l'os. Hauteur de la crête supraoccipitale représentant 1/3 de la hauteur totale de la tête. Nageoire anale composée de 4 ou 5 épines suivies de 18 ou 19 rayons.

Holotype : Spécimen conservé au Muséum d'Histoire naturelle de la ville de Genève.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hakel et de Hadjula (Liban).

Matériel : Muséum national d'Histoire naturelle à Paris
(Le signe * correspond à des individus préparés à l'acide).

— les N° 1939-12-182 d* et g, et 186 (Coll. C. Arambourg) et HDJ-73-64, 65*, 66 et 67 (Coll. M. Gaudant) en provenance de Hadjula (Liban).

— Les N° 1939-13-139, 141 d* et g*, 1946-17-87, 89, 93*, 94, 95 d et g*, 112, 135 et 287 d et g (Coll. C. Arambourg) et HAK-73-4*, 44, 45, 46, 47, 48, 49*, 59* et 88* (Coll. M. Gaudant) en provenance de Hadjula (Liban).

Muséum d'Histoire naturelle de la ville de Lyon :

N° 192048 et 192049 (empreinte et contre-empreinte du même individu), 151935 et 151967.

Muséum d'Histoire naturelle de la ville de Genève :

3 individus dont l'holotype.

British Museum of Natural History (Londres) :

6 spécimens.

Royal Scottish Museum (Edimbourg) :

8 individus dont le n° 1891-59-76 décrit par J. W. Davis en 1887.

American Museum of Natural History (New York)

6 individus.

Museum of Comparative Zoology (Harvard)

1 individu.

American University of Beirut (Liban) :

11 individus.

Mensurations : cf. p. 000.

Formules : C.V. = 10 — 11 + 15 (4)
D = II + 18-19 / (28-30)

Source : MNHN, Paris

A	= IV (V) + 18-19 / (19-20)
Pect	= 11
Pelv	= 1 + 5
Caud	= 7 + I + 9 — 8 + I + 6
Smith & Bailey	= 0 — 0 — 0 — 1 — — —

AIPICHTHYS velifer A. S. Woodward 1901
Pl. VII, fig. 1-2, Pl. VIII, fig. 1

1887 — *Platax minor* Pictet : J. W. Davis, Pl. XXV, fig. 7 (*errore*)

1901 — *Aipichthys velifer* : A. S. Woodwarn, p. 427.

1902 — *Aipichthys velifer* Woodward : A. S. Woonwarn, fig. 1.

1964 — *Aipichthys velifer* Woodward : C. Patterson, p. 394, fig. 83.

Diagnose : *Aipichthys* de longueur standard n'excédant pas 60 mm. Hauteur de la crête supra-occipitale atteignant le 1/4 de la hauteur de la tête. Nageoire dorsale composée de 3 épines suivies de 23-24 rayons, dont le premier, très long, atteint les 3/4 de la hauteur du tronc. Premier axonoste proximal de la nageoire dorsale en crochet faisant un angle aigu avec le corps de l'os. Nageoire anale composée de 4 (5) épines et de 17-18 rayons.

Holotype : Individu P. 4743 conservé au British Museum (Natural History) à Londres.

Matériel : Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) :

N° 1939-13-305*, 1946-17-96, 97 d* et g*, 277 (Coll. C. Arambourg).

N° HAK-73-5,50, 57, 58 et 60 (tous attaqués à l'acide) (Coll. M. Gaudant).

British Museum of Natural History (Londres) :

5 individus.

Royal Scottish Museum (Edimbourg) :

1 spécimen.

American Museum of Natural History (New York) :

2 individus.

Museum of Comparative Zoology (Harvard) :

1 individu.

American University of Beirut (Liban) :

4 individus.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Formules :	C.V.	= 10-11 + 15 (4)
	D	= (II ?)-III + 23-24 / (24-25)
	A	= IV (V ?) + 17-18 / (18-19)
	Pect	= 11
	Pelv	= 1 + 5
	Caud	= 7 + I + 9 — 8 + I + 6
	Smith & Bailey	= 0 — 0 — 0 — 2 — — —

Source : MNHN, Paris

AIPICHTHYS oblongus nov. sp.

Pl. IX, fig. 1-2 ; Pl. X, fig. 1 ; Pl. XI, fig. 1-2-3.

Diagnose : *Aipichthys* dont la hauteur du tronc est nettement inférieure à la longueur standard. Nageoire dorsale à 2 épines. Nageoire anale à 4 épines dont deux très petites. Cleithrum court et large. Postcleithrum ventral élargi. Squelette caudal axial caractérisé par la fusion des bases des hypuraux. Plaques mésiales des axonostes proximaux de la nageoire anale à bords à peine ondulés.

Holotype : Individu n° 107220 (contre-empreinte numérotée 107267) tous deux préparés à l'acide et conservés à l'American University of Beirut (Liban).

Matériel : Holotype seul.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Formules : C.V. = 10 + 15 (4)
D = II + 22 / (24)
A = IV + 16 / (18)

II. — Description anatomique comparée d'*A. minor* (Pictet) et de *A. velifer* A. S. Woodward

1) Forme générale du corps

Petit poisson dont la longueur totale peut avoisiner 70 mm, caractérisé par sa forme très haute et courte. La hauteur maximale du tronc se situe au niveau des premières épines de la nageoire dorsale, c'est-à-dire environ au 1/3 antérieur de la longueur standard : elle représente au minimum les 2/3 de la longueur standard et au maximum la longueur standard elle-même. La tête est nettement plus haute que longue si l'on y inclut la mesure de la crête supraoccipitale. Sa longueur est comprise 3 fois dans la longueur standard. La nageoire anale s'insère peu en avant de la verticale passant par le milieu de la nageoire dorsale et se termine environ 3 vertèbres plus en arrière que cette nageoire. Les nageoires dorsale, anale et caudale sont précédées de plusieurs épines, les nageoires pectorales et pelviennes n'en possèdent pas. Tout le corps est recouvert d'écailles cycloïdes. Il existe des écussons ventraux.

2) Description de la tête (fig. 25-30)

A. *Le neurocrâne* (fig. 25-28).

Le mésethmoïde (*Mesth*) est très fortement développé. Il est constitué d'une partie supérieure large, directement en contact avec les frontaux, échancrée antérieurement. Dans cette échancrure viennent se placer les processus ascendants des prémaxillaires (*pr.asc.Pmx*). Ventralement et perpendiculairement à la partie supérieure, une zone osseuse médiane très développée vient au contact du parasphénoïde (*Psph*).

De chaque côté du mésethmoïde, les nasaux (*Na*) se présentent sous forme de larges tubes coniques tronqués à leur partie inférieure et remarquablement longs puisqu'ils dépassent le mésethmoïde à ses deux extrémités.

Faisant suite au mésethmoïde, les frontaux (*Fr*), très larges, ont une forme triangulaire ; ils constituent toute la région située au-dessus de l'orbite. Ils sont séparés dans leur partie la plus postérieure par le supraoccipital. Chaque frontal développe une expansion latérale limitant l'orbite vers le haut.

Le canal supraorbitaire (*c.s.o*) court le long du bord latéral de chaque frontal et s'ouvre à l'aplomb du milieu de l'orbite par 4 larges pores. Après le second pore, un diverticule part perpendiculairement au canal principal et s'élargit progressivement jusqu'à la ligne médiane des frontaux, où il s'ouvre par

Source : MNHN, Paris

un très large pore qui fait face à son homologue. Vers l'arrière des frontaux, le canal supraorbitaire se poursuit en se divisant en deux canalicules ouverts chacun à leur extrémité distale par un pore de grande taille.

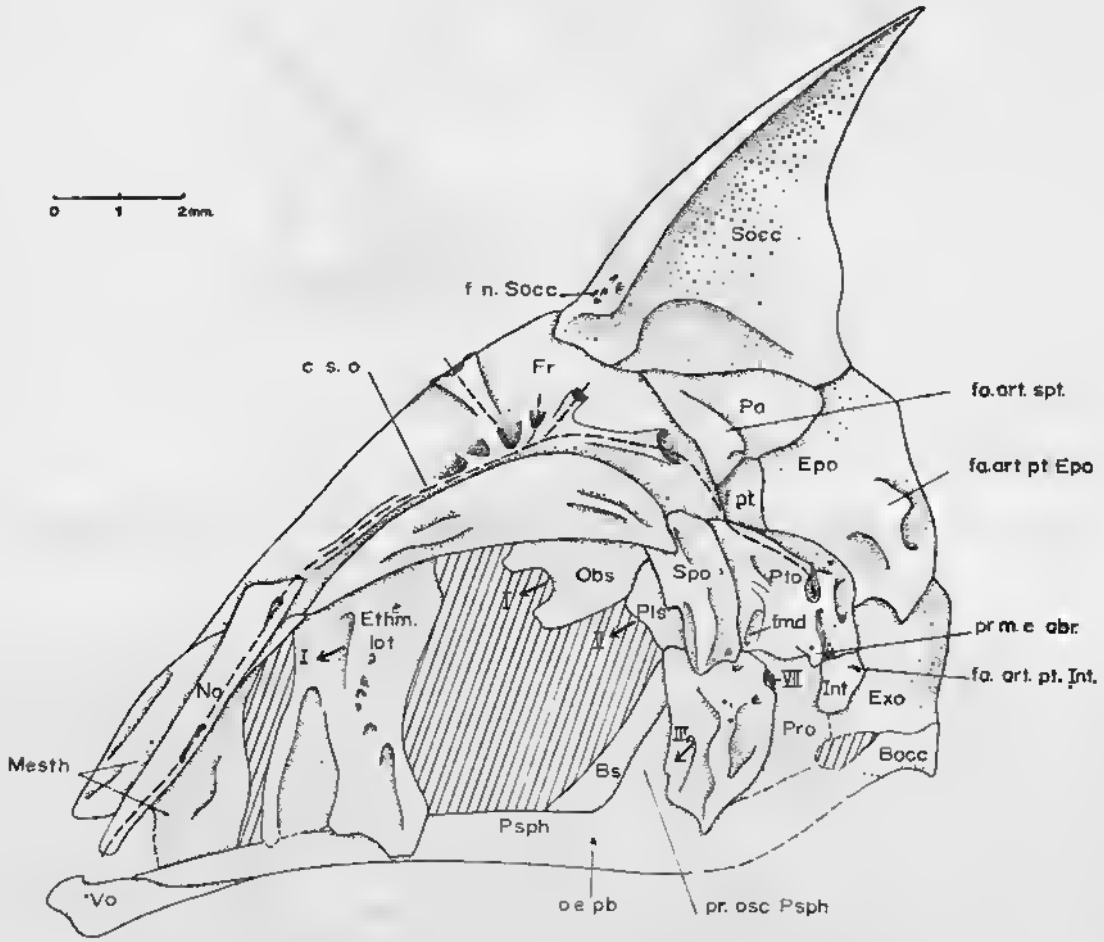


Fig. 25. — *Aipichthys velifer* Woodward : Neurocrâne en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-57.

Les pariétaux (*Pa*), triangulaires, font suite aux frontaux. Ils présentent à mi-hauteur un épais hourrelet (*fa.art.spt*) sur lequel vient s'appuyer le supratemporal. La partie antéro-ventrale des pariétaux recouvre faiblement la partie supérieure de la fosse posttemporale (*f.pt*).

Les pariétaux sont en contact postérieurement avec les épiotiques (*Epo*) et antéro-ventralement avec les sphénotiques (*Spo*).

Séparant dans le plan sagittal la partie postérieure des frontaux, les pariétaux et la partie supérieure des épiotiques, le supraoccipital (*Socc*) se caractérise par une crête en aiguillon très développée, dont le bord antérieur élargi est creusé d'une gouttière au fond de laquelle s'observent de nombreuses cryptes, traduisant progressivement une tendance à la régression de l'ossification. Le bord postérieur de l'os, concave dans sa partie supérieure, fait paraître la crête plus aiguë. La hauteur totale de la crête est comprise 4 fois dans la hauteur de la tête (prise à partir du point le plus bas de la mandibule). Chez *A. minor*, la crête supraoccipitale paraît nettement plus haute et effilée que chez *A. velifer*, le bord postérieur étant nettement plus concave.

Les épiotiques (*Epo*) présentent un fort développement et sont en contact avec, outre les os déjà signalés, les sphénotiques, les ptérotiques et les exoccipitaux. Un large processus à surface plane (*fa.art.pt*) assure l'articulation du posttemporal.

Source : MNHN, Paris

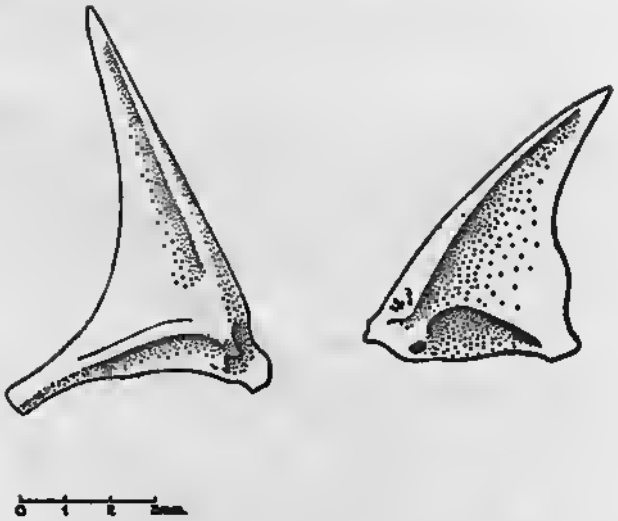


Fig. 26. — A) *Aipichthys velifer* Woodward ; B) *Aipichthys minor* (Pictet) : Crête supraoccipitale. D'après les individus HDJ-73-57 et HDJ-73-67.

Les ptérotiques (*Pto*), de forme quadrangulaire en vue latérale, forment la quasi-totalité du plancher des fosses posttemporales. Au niveau de la paroi externe de la fosse, le ptérotique s'étire vers l'avant au-dessus du spbénotique (*Spo*) pour atteindre le frontal. Antérieurement, il s'accole sur toute sa hauteur au sphénotique. Ventralement, il assure pratiquement à lui seul l'articulation avec l'byomandibulaire. La fosse permettant l'insertion du muscle dilatateur (*f.m.d*), petite, est située dans la partie antéro-ventrale de l'os. Situé à la limite du prootique et de l'intercalaire, un processus (*pr.m.e.abr*) se dirige vers le bas. Il permet l'insertion du muscle élévateur du 4e arc branchial. Le canal sensoriel, en provenance du supratemporal, entre par un très large pore situé à la partie supéro-postérieure de l'os, et se divise en deux branches ; la branche supérieure passe dans une gouttière dirigée vers le frontal ; la branche inférieure descend en direction du préopercule par un canal, recouvert par un seul pont osseux très étroit.

Le spbénotique est composé de l'autospbénotique (enchondral) et du dermospbénotique (dermique). Ils participent à la configuration de la fosse posttemporale. La partie du sphénotique située en bordure de l'orbite, porte à sa surface un fort bourrelet le long duquel passe le canal infraorbitaire (*c.i.o*). Un orifice permet le passage d'une branche du nerf otique.

L'intercalaire (*Int*), petit, grossièrement quadrangulaire, est situé à la jonction entre le prootique, l'exoccipital et le ptérotique. Il assure l'articulation de la branche inférieure du posttemporal.

Les exoccipitaux (*Exo*) entrent en contact avec le basioccipital (*Bocc*) sur toute leur largeur et forment avec lui un condyle unique (observations faites chez *A. minor*).

Antérieurement, les exoccipitaux viennent en contact avec les prootiques (*Pro*) bien développés et bien ossifiés. Le foramen du nerf VII (tronc hyomandibulaire du nerf facial) est situé à sa partie supérieure. Une large cavité représente l'orifice postérieur de la pars jugularis tandis que, dirigé vers l'avant, un orifice de taille plus modeste assure la sortie du nerf III (nerf oculomoteur). Les prootiques sont largement accolés antérieurement avec les processus ascendants du parasphénoïde (*pr.asc.Psph*).

Le basispbénoïde (*Bs*) est visible par sa seule partie médiane, très large et longue, qui vient au contact du corps du parasphénoïde.

Toujours dans la zone médiane de l'orbite, situé juste au-dessus de la partie antéro-supérieure du prootique, le pleurosphénoïde (*Pls*) assure la jonction avec l'orbitospbénoïde ; ses foramens ne sont pas observables.

Source : MNHN, Paris

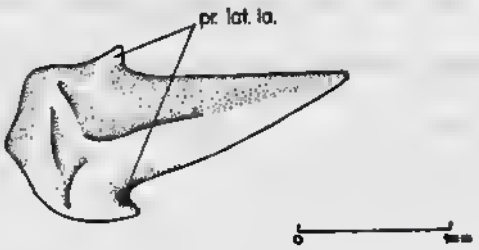


FIG. 27. — *Aipichthys minor* (Pictet) : Vomer en vue ventrale.
D'après l'individu MNHNP. 1946-17-93d.

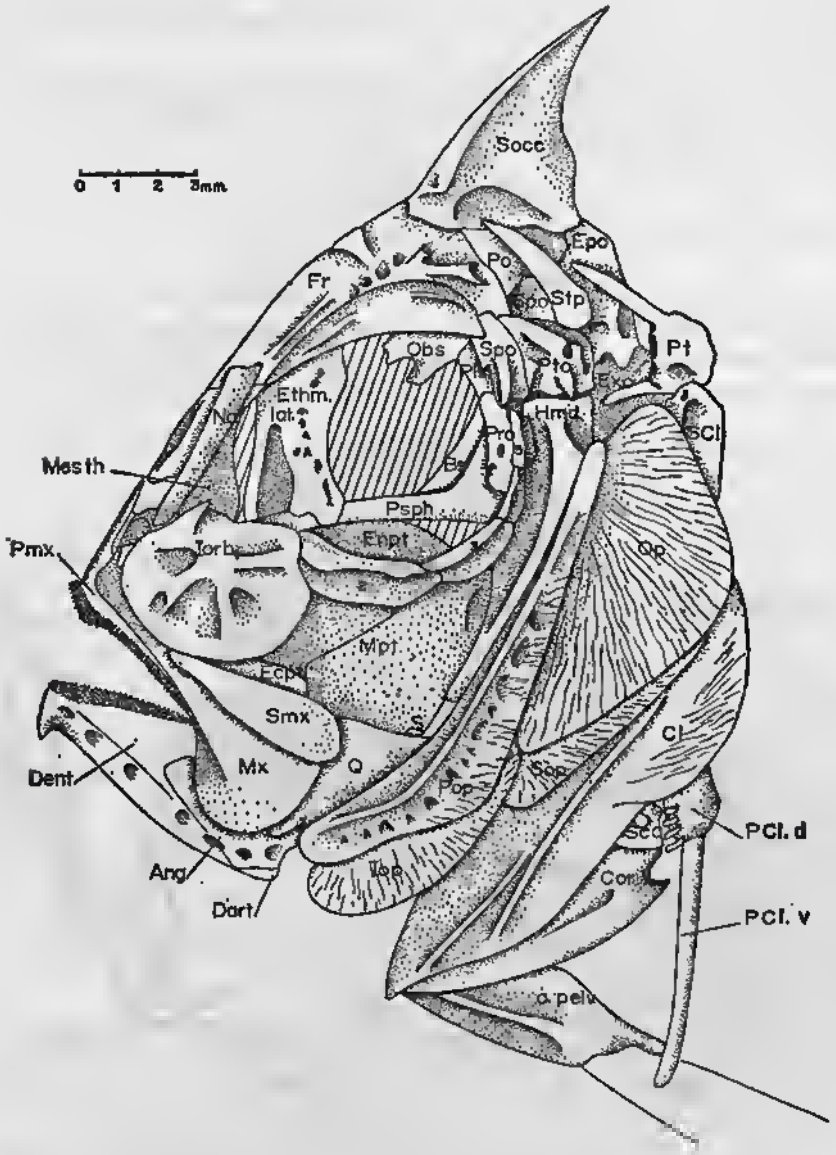


FIG. 28. — *Aipichthys velifer* Woodward : Schéma général de la tête.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-57.

Source : MNHN, Paris

L'orbitosphénoïde (*Obs*) est bien développé. Le bord antérieur, incurvé, laisse passer le nerf olfactif (I).

Les ethmoïdes latéraux (*Ethm.lat*), très larges et hauts, entrent largement en contact avec le parasphénoïde. Une profonde dépression est présente à sa partie antéro-ventrale. En avant de cette dépression, un bourrelet allongé devait assurer à sa base l'articulation avec le lacrymal. Au-dessus de cette dépression, un large foramen assure la sortie du nerf olfactif (I). L'os est parsemé de nombreuses petites cavités et de ponts osseux qui lui donnent un aspect spongieux.

A la base du neurocrâne, le parasphénoïde (*Psph*), très long, est légèrement incurvé vers le bas. Il se prolonge vers l'avant par le vomer (*Vo*) qui assure l'articulation des lacrymaux par 2 processus latéraux (*pr.lat.la*). Il n'est pas possible de savoir s'il était denté.

La série infraorbitaire ne comprend que 5 os ; aucune trace d'antorbital n'a pu être décelée.

L'infraorbital 1 ou lacrymal (*Iorb1*), en forme d'ovale très court, présente à sa partie antéro-dorsale un processus osseux que l'on retrouve chez *Pycnosteroïdes*, mais aussi plus développé, chez les Percopsiformes. Il est suivi de 4 os (*Iorb2 à 5*), étroits et allongés, au bord inférieur lisse. Le méplat suboculaire est absent.

Le canal infraorbitaire court sous un fin rebord osseux externe des infraorbitaux 2 à 5. Au niveau du lacrymal, il est abrité dans un tube fermé qui se recourbe vers le milieu de l'os et se divise en 4 canalicules en disposition radiaire.

B. *Le splanchnocrâne* (fig. 28-30).

a) Région ptérygo-carrée (fig. 29)

Le carré (*Q*) plus haut que large, possède un bord postérieur plus long que son bord antérieur. Il est creusé à sa face interne par une gouttière pour le symplectique (*S*), très longue et profonde. Le condyle quadrato-mandibulaire, élargi, est creusé en poulie à sa partie médiane.

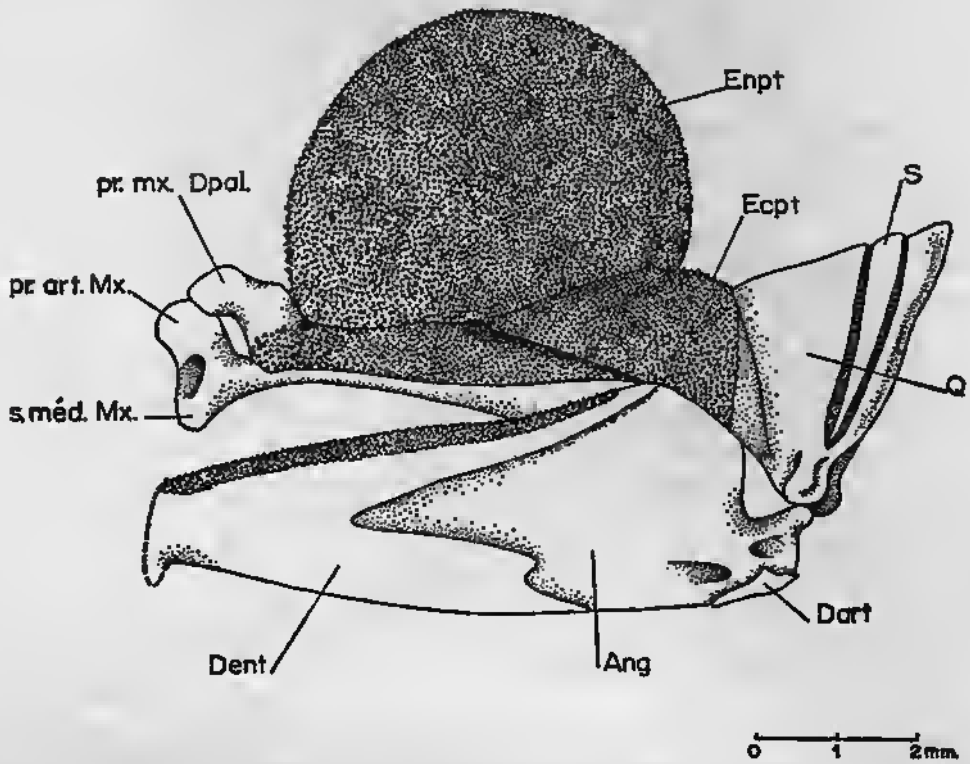


Fig. 29. — *Aipichthys* indéterminé : Région palato-carrée et mandibule en vue interne. D'après l'individu MNHNP.1939-13-305.

Source : MNHN, Paris

L'ectoptérygoïde (*Ecpt*) est grossièrement triangulaire. Il est denté sur presque toute sa surface, à l'exclusion d'une petite zone étroite en bordure du carré.

Sous la moitié antérieure du bord inférieur de l'ectoptérygoïde, s'accole le dermopalatin (*Dpal*). Cet os, de forme allongée, se termine à l'avant par un processus large et bien détaché du corps de l'os (*pr.mx.Dpal*), qui assure l'articulation avec le maxillaire, le vomer et le lacrymal. Toute la partie postérieure, allongée, du dermopalatin porte une plaque finement dentée.

L'entoptérygoïde (*Enpt*), très large, presque rond, est en contact avec la quasi-totalité des bords supérieurs du dermopalatin et de l'ectoptérygoïde. Il est entièrement recouvert de petites dents pointues identiques à celles observées sur les deux os précédemment décrits.

b) Mâchoire supérieure (fig. 28)

Le prémaxillaire (*Pmx*) possède un processus ascendant (*pr.asc.Pmx*) très développé, dont la longueur représente environ les 2/3 de celle du processus alvéolaire (*pr.alv.Pmx*), ce qui, compte tenu de la position très avancée (au niveau de la partie antérieure de l'ethmoïde latéral) de l'articulation quadrato-mandibulaire, laisserait supposer une protractibilité très importante. Les processus ascendants viennent s'encastrer dans l'échancrure médiane du mésethmoïde. Le processus articulaire se sépare du processus ascendant à mi-hauteur de celui-ci, ce qui traduit une séparation médiocre de ces deux processus. Ceci n'est pas sans rappeler la morphologie du prémaxillaire des Polymixiidae, et paraît incompatible avec l'hypothèse d'une forte protractibilité de la mâchoire envisagée précédemment. Le processus ascendant s'appuie sur le mésethmoïde. Le bord alvéolaire du prémaxillaire est entièrement recouvert de petites dents dont l'ensemble forme une râpe.

Le maxillaire (*Mx*) développe, en arrière du prémaxillaire, une plaque osseuse postéro-ventrale dépourvue de dents qui entre dans la constitution du bord oral. Le bord supérieur de la plaque maxillaire remonte nettement. Antérieurement, le maxillaire présente un large processus arrondi (*pr.art.Mx*) qui s'accole au processus articulaire du prémaxillaire. Une saillie médiane (*s.méd.Mx*) se détache à la base de ce processus dont elle est séparée par une profonde dépression.

Un supramaxillaire (*Smx*), au moins, surmonte le maxillaire. Il est très développé puisque sa longueur représente les 2/3 de celle du maxillaire. Il est par contre relativement étroit. Il semble exister en outre, chez certains spécimens (HDJ-73-93 g), un très petit os allongé, occupant l'emplacement d'un supramaxillaire antérieur. Il est difficile de savoir si l'absence, généralement constatée, de cet os a une signification réelle ou si elle résulte simplement d'une destruction lors du processus de fossilisation. Il est toutefois possible qu'il s'agisse d'un os en voie de disparition, ce qui expliquerait qu'il soit présent chez certains individus et non chez d'autres.

c) Mandibule (fig. 28, 29)

Sur la quasi-totalité des individus, la mandibule est fossilisée en position d'occlusion, très oblique par rapport à l'horizontale (plus de 45°). Elle n'atteint pas le bord antérieur des prémaxillaires. L'individu 1939-13-305 (fig. 28), écrasé dorso-ventralement, montre une mandibule basse (sa hauteur est contenue 2,5 fois dans sa longueur). Le bord alvéolaire du dentaire (*Dent*) atteint presque le faîte du processus coronoïde (il s'incurve légèrement vers le sommet). Il est recouvert de nombreuses petites dents, identiques à celles de la mâchoire supérieure, qui ne débordent pas sensiblement au niveau symphysaire. Le bord inférieur de la mandibule forme, dans la région symphysaire, un très fort crochet dirigé vers le bas.

L'angulaire (*Ang*), qui s'encastre normalement vers l'avant dans le dentaire, est coiffé à son angle postéro-ventral par un très petit dermarticulaire (*Dart*) plus long que haut.

Le canal mandibulaire s'ouvre à l'extérieur par 7 énormes pores ; 4 situés sur le dentaire, dont 1 près de la symphyse, 1 à la limite dentaire-angulaire et les 2 derniers sur l'angulaire, à proximité du condyle articulaire.

Source : MNHN, Paris

d) Arc hyoïde et rayons branchiostèges (fig. 28, 30)

Relativement allongé, l'hyomandibulaire (*Hmd*) présente une tête double qui s'articule presque uniquement avec le ptérotique. De cette tête part un bourrelet saillant, dirigé vers le processus opercularis (*pr.op*), et qui se recourbe brusquement vers le bas. Il forme une butée contre laquelle s'appuie le bord antérieur du préopercule. Ce bourrelet s'estompe ensuite sur le processus descendant unique de l'hyomandibulaire.

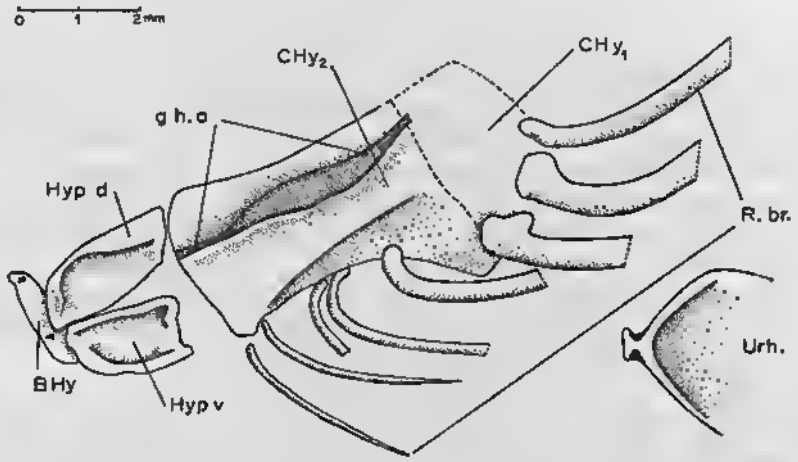


Fig. 30. — *Aipichthys velifer* Woodward : Arc hyoïde en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-97g.

Le symplectique (*S*), bien que relativement long, est entièrement encastré dans sa gouttière et n'est qu'à peine visible en vue externe.

La limite entre le cératohyal proximal (*CHy1*) et le cératohyal distal (*CHy2*) n'est pas observable. L'ensemble des deux os présente la forme d'un sablier dont la partie postérieure serait élargie. 8 rayons branchiostèges (*R.br*) s'articulent à cet ensemble ; les 4 premiers sont fins, non modifiés tandis que les 4 suivants sont dilatés. Seuls le pénultième et l'anté-pénultième semblent présenter une base aplatie. Un bourrelet axial accentue la forme en sablier de l'ensemble ; son bord supérieur délimite la gouttière de l'artère hyoïdienne (*g.a.h*) qui s'élargit nettement au centre de l'os ; toutefois aucune fenêtre n'est observable.

Les deux hypohyaux ventral (*Hyp.v*) et dorsal (*Hyp.d*), rectangulaires, ont pratiquement la même taille.

Le basibyal (*BHy*), ossifié, est court et massif.

La partie antérieure de l'urohyal (*Urh*) montre un processus en forme de mucron qui assure l'insertion des ligaments. Elle est suivie d'une très large plaque sur laquelle s'observe une dépression pour l'insertion des ligaments reliant l'urohyal au cleithrum.

e) Appareil operculaire (fig. 28)

Le préopercule (*Pop*) est long et étroit. Il est formé de deux branches qui déterminent entre elles un angle de 140° environ, plus visible sur le bord postéro-ventral de l'os que sur son bord antérieur où une plaque osseuse réunit les deux branches.

Le canal préoperculaire (*c.pop*) court dans un tube entièrement fermé, en relief par rapport

Source : MNHN, Paris

à l'os. De ce tube partent de nombreux canalicules perpendiculaires au bord postéro-ventral de l'os. Une fine ornementation faite de stries irrégulières est observable entre les canalicules.

L'opercule (*Op*) est grossièrement triangulaire. Il est environ deux fois plus haut que large. Son bord postérieur, parfaitement lisse, ne présente aucune indentation ou épine. La surface de l'os est entièrement ornementée de nombreuses rides très fines rayonnant à partir du processus opercularis. Deux grandes écailles, très fines, recouvrent l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

Le sousopercule (*Sop*), étroit et élancé, s'accole au bord inférieur de l'opercule sur toute la longueur de celui-ci. Une ornementation identique à celle de l'opercule est observable sur le sousopercule et sur l'interopercule (*Iop*). Celui-ci, très allongé, présente un bord antérieur arrondi ; il se rétrécit postérieurement. Un bourrelet longe son bord postéro-dorsal.

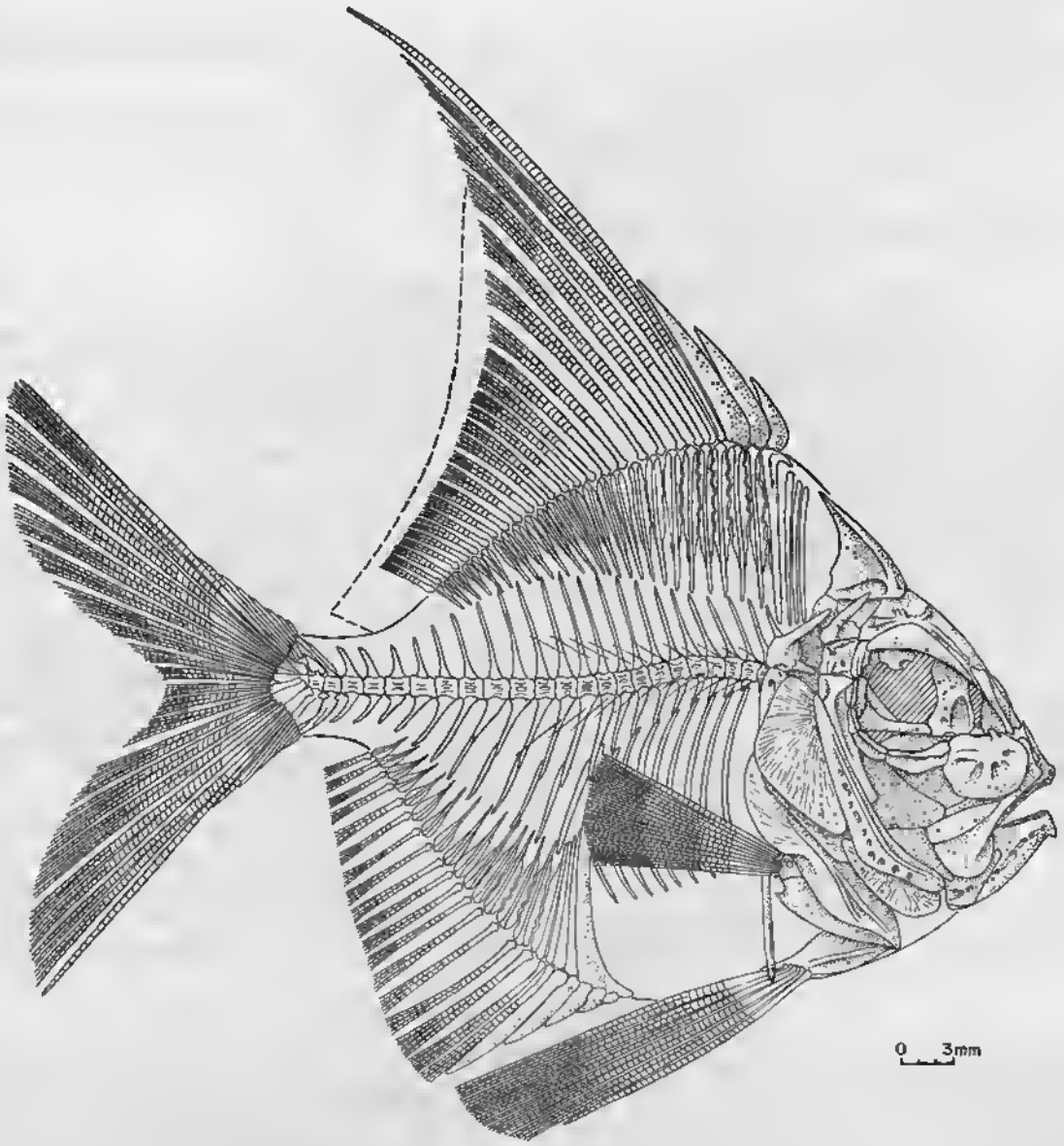


FIG. 31. — *Aipichthys velifer* Woodward : Reconstitution générale.

Source : MNHN, Paris

3) Description du squelette post-crânien (fig. 31-37)

A. *La colonne vertébrale* (fig 31).

Elle est composée de 25 vertèbres : 10 abdominales et 15 postabdominales dont 4 participent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale. Les premiers centra abdominaux sont plus hauts que longs mais le rapport s'inverse progressivement, au fur et à mesure que l'on s'approche des centra caudaux.

On peut compter 8 paires de côtes portées par des processus transverses sur les vertèbres abdominales 3 à 10. Elles sont courtes puisqu'elles ne dépassent que de très peu la moitié de la hauteur de la cavité abdominale.

Les hémapophyses des vertèbres postabdominales 1 à 6 sont relayées à leur extrémité distale par une fine baguette qui double leur longueur. La fusion entre ces deux éléments se fait progressivement et devient complète au niveau de la 7e vertèbre postabdominale.

De fins épineuraux et épipleuraux s'articulent sur les arcs neuraux et hémaux des vertèbres abdominales et sur les épines neurales et hémales des 3 premières vertèbres postabdominales.

B. *Les nageoires impaires* (fig. 31-36).

a) La nageoire dorsale (fig. 31-33)

La nageoire dorsale se compose, chez *A. velifer*, de 2 ou 3 épines suivies de 23 ou 24 rayons articulés. C. Patterson (1964 : 395) estime que le nombre total de rayons tend à rester constant dans chaque espèce et que, chez les spécimens possédant 3 épines, il existe un lépidotriche de moins que chez ceux possédant 2 épines ; cette observation tendrait à confirmer l'hypothèse selon laquelle les épines se formeraient à partir de lépidotriches articulés, par ossification et perte de la segmentation. Il est malheureusement impossible de prendre le cas d'*A. velifer* pour étayer cette hypothèse. En effet, tous les individus observés appartenant à cette espèce, possèdent 3 épines et 23 ou 24 rayons ; seul l'individu HAK-73-5 fait exception puisqu'il présente 2 épines mais seulement 23 rayons. L'observation morphologique des épines apporte en outre un élément intéressant car la première épine, très large, montre en vue latérale une profonde dépression longitudinale occupant sa partie médiane. Cela suggère qu'elle puisse résulter de la fusion de deux épines (le fait que la seconde épine de l'individu HAK-73-5 soit identique à la dernière épine des autres spécimens tend à confirmer cette interprétation). En conséquence, chez *A. velifer*, il est possible d'envisager que l'évolution ne se soit pas faite par une augmentation du nombre d'épines résultant de la perte de la segmentation du premier lépidotriche, mais au contraire par une réduction du nombre d'épines de 3 à 2, produite par la fusion des 2 premières épines.

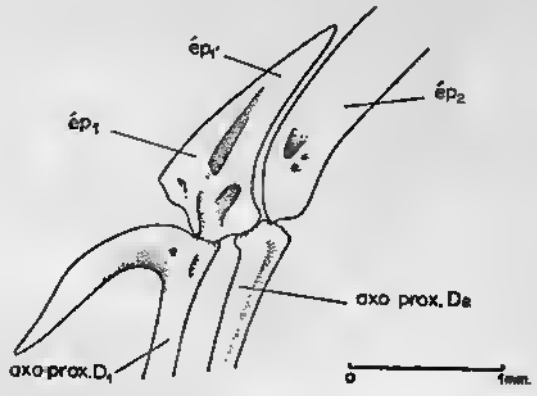


Fig. 32. — *Aipichthys velifer* Woodward : Premières épines de la nageoire dorsale. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-57.

Source : MNHN, Paris

Le premier lépidotriche est très long puisqu'il correspond à 3 fois la longueur de la dernière épine. La taille des lépidotriches suivants diminue très rapidement. Vers le milieu de la nageoire, la diminution de taille devient moindre, ce qui donne à la partie distale de la nageoire dorsale un contour falciforme. Les derniers lépidotriches, courts, ne sont qu'une fois et demie plus longs que les axonostes proximaux qui les supportent. La nageoire dorsale est précédée de 3 prédorsaux longs et fins, accolés entre eux, suivis de 26 axonostes de taille décroissante du premier au dernier. Le premier axonoste proximal supporte généralement 2 épines (1 seule dans le cas de l'individu HAK-73-5), la formule de Smith & Bailey est donc 0 — 0 — 0 — 2 — — — (ou 0 — 0 — 0 — 1 — — — pour HAK-73-5). Ce premier axonoste est caractérisé par la forme de son crochet, dirigé vers l'avant et qui fait un angle aigu avec le corps de l'os (chez *A. minor* cet angle est droit). Les lamelles mésiales des 5 premiers axonostes proximaux sont fortement et irrégulièrement indentées et s'imbriquent parfaitement les unes dans les autres.

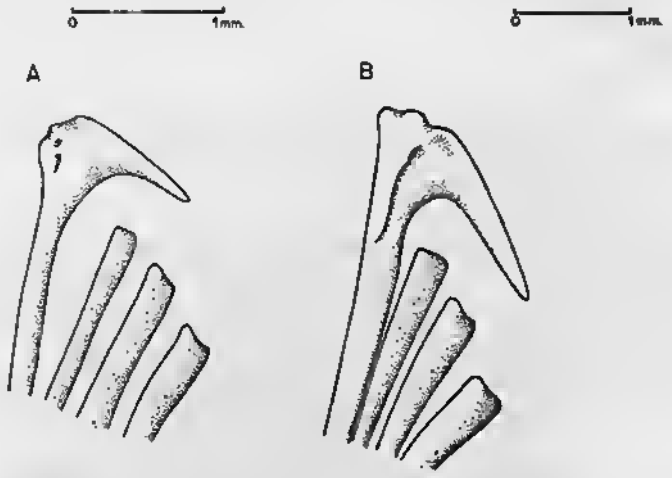


Fig. 33. — A) *Aipichthys minor* (Pictet) et B) *Aipichthys velifer* Woodward : Prédorsaux et premiers axonostes proximaux de la nageoire dorsale.

La nageoire dorsale débute à la verticale de la 2e vertèbre abdominale et se termine au niveau de la 8e vertèbre postabdominale.

D'après C. Patterson (1964 : 393), la nageoire dorsale d'*A. minor* serait caractérisée par la présence d'une ou de 2 épines suivies d'environ 30 lépidotriches. Toutefois, aucun individu ne possédant qu'une seule épine n'a pu être observé. Quant au nombre de lépidotriches, il est légèrement inférieur et varie de 27 à 29. La nageoire dorsale débute, comme chez *A. velifer*, à la verticale de la seconde vertèbre abdominale mais elle se termine plus loin que chez cette espèce, à la verticale de la 11e vertèbre postabdominale. Le premier lépidotriche est nettement plus court que celui d'*A. velifer* ; sa longueur ne représente en effet que les 2/3 de celle de son homologue. Les 2e, 3e et 4e lépidotriches sont pratiquement aussi longs que le premier. La longueur des suivants diminue ensuite progressivement vers l'arrière.

b) La nageoire anale (fig. 31, 34)

Elle se compose de 4 épines suivies de 17 ou 18 rayons. En avant de la première épine existe un très petit élément qui peut être considéré comme un rudiment d'épine, ce qui porterait alors leur nombre à 5. Le complexe hémaxanal (*comp.hémax.*) est formé de 5 axonostes accolés les uns aux autres. Le premier, très long, concave vers l'avant, est muni d'un fort crochet et s'appuie sur l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale, tandis que les 4 suivants sont situés entre ce premier axonoste et l'hémacanthe de cette même vertèbre. Ces axonostes ne possèdent pas de plaques. Les 5 axonostes

Source : MNHN, Paris

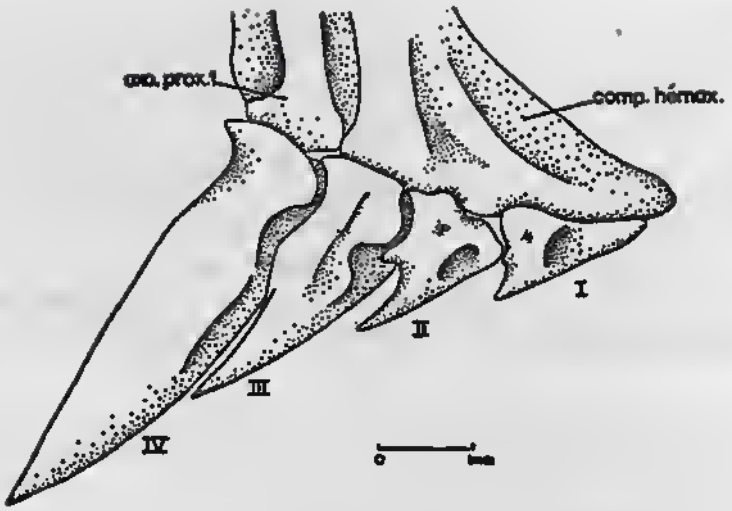


Fig. 34. — *Aipichthys minor* (Pictet) : Épines de la nageoire anale.
D'après l'individu MNHNP.1939-13-141.

suivants sont caractérisés, comme les premiers de la nageoire dorsale, par la possession d'expansions lamellaires imbriquées les unes dans les autres. Le premier lépidotriche est à peine plus grand que la 5e épine. La taille des suivants diminue progressivement jusqu'au dernier, lequel est à peine plus long que les axonostes qui le supportent.

La nageoire anale débute à l'aplomb de la première vertèbre postabdominale et se termine au niveau de la 11e.

c) La nageoire caudale (fig. 31, 35, 36).

La nageoire, homocerque, est profondément échancrée. Elle est composée de 19 rayons principaux dont 17 branchus, précédés respectivement par 7 et 6 rayons marginaux dorsaux (*r.m.d*) et ventraux (*r.m.v*). La longueur du plus grand lépidotriche (lépidotriche principal non bifurqué) est légère-

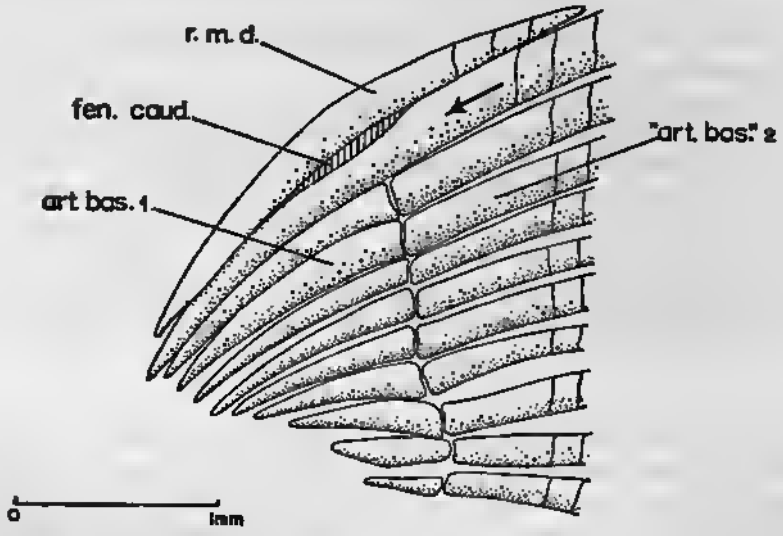


Fig. 35. — *Aipichthys velifer* Woodward : Lépidotriches de la nageoire caudale.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-5.

Source : MNHN, Paris

ment inférieure au 1/3 de la longueur standard. La base des lépidotriches recouvre la partie postérieure du squelette axial. Cette hypurostégie est cependant très limitée et n'est en rien comparable à celle que l'on peut observer chez *Pharmacichthys*. Entre le lépidotriche principal du lobe dorsal et le rayon marginal dorsal qui lui est accolé, existe une fenêtre caudale bien développée (*fen.caud*).

Il a été fréquemment possible d'observer que les lépidotriches caudaux montrent une séparation nette qui pourrait correspondre à l'extrémité distale de l'article basal initial (*art.bas.1*). (En effet, la séparation en articles ne débute qu'un peu plus loin). On remarquera néanmoins que cette limite de l'article basal n'est visible ni sur le premier rayon principal non bifurqué, ni sur aucun des rayons marginaux. La même observation vaut pour le lobe ventral.

Le squelette caudal axial a été récemment décrit en détail par C. Patterson (1968 : 62) et figuré chez *A. minor* (Ibid., fig. 11). Après l'observation de la totalité du matériel disponible, il paraît toutefois nécessaire de signaler qu'il ne m'a pas été possible d'observer de fusion (contrairement à ce qu'écrit C. Patterson) entre les complexes uroterminal (*U2* + *Ur*) et uropseudurostylaire (*PU1* + *U1*).

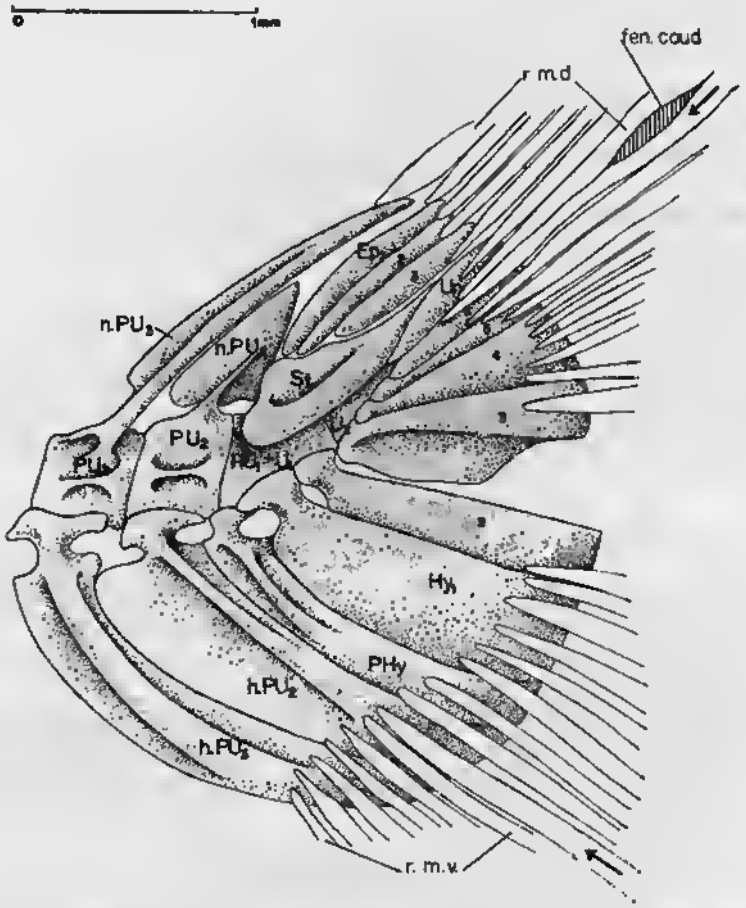


Fig. 36. — *Aipichthys velifer* Woodward : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-5.

Il faut noter, chez *A. velifer*, le très fort développement des épines hémales des vertèbres préurales 3 (h. *PU3*) et surtout 2 (h. *PU2*) qui sont toutes deux autogènes, alors que les épines neurales des mêmes vertèbres (*n.PU3* et *n. PU2*), sont fusionnées aux centra. Par ailleurs, il peut parfois exister chez *A. velifer* un 6e hypural bien développé.

Source : MNHN, Paris

C. *Le squelette appendiculaire* (fig. 31, 37).

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales (fig. 31, 37)

Mieux conservée chez *A. minor*, la ceinture scapulaire sera décrite chez cette espèce.

Le supratemporal est un os triangulaire, allongé, légèrement renflé à sa base et incurvé vers l'avant. Il s'appuie par sa partie supérieure sur une facette du pariétal et par sa partie inférieure sur le ptérotique. Les deux supratemporaux ne se rejoignent pas sur la ligne médiane.

Le posttemporal (*Pt*) est bifurqué vers l'avant. Sa branche supérieure (*pr.épo.Pt*) s'appuie sur une large facette de l'épiotique, tandis que sa branche inférieure (*pr.int.Pt*) s'articule avec l'intercalaire. Entre les deux branches, un gros orifice correspond à la sortie du canal sensoriel en direction du supratemporal.

Le supracleithrum (*SCl*), allongé, se rétrécit fortement vers son extrémité inférieure. Il présente à son sommet l'orifice du canal sensoriel en direction du posttemporal.

Le cleithrum (*Cl*) est caractérisé par le développement approximativement égal de ses deux branches. Le bourrelet qui longe le bord antérieur de la plaque supérieure devient central sur la plaque inférieure et se dédouble à mi-hauteur de celle-ci.

La partie supérieure du postcleithrum (*PCl.d*) est élargie en feuille. Elle est en partie visible en vue latéro-externe au niveau des radiaux (*Ra*). La partie inférieure (*PCl.v*) constitue une longue baguette robuste qui descend jusqu'à la base des lépidotriches des nageoires pelviennes.

La scapula (*Sca*), très petite, présente un bourrelet supérieur servant à l'articulation du premier lépidotriche de la nageoire pectorale. Elle supporte en outre 4 radiaux, qui assurent l'articulation des autres rayons pectoraux.

Le coracoïde (*Cor*), très développé, puisqu'il est presque aussi haut que la branche inférieure du cleithrum, ne présente pas d'excavation en son centre. Il atteint vers l'avant l'extrémité de la branche inférieure du cleithrum. Le processus postérieur, relativement large, est cependant bien distinct.

Les nageoires pectorales sont constituées de 11 lépidotriches. Deux divisions dichotomiques ont pu être observées sur tous à l'exclusion du premier. La limite postérieure des lépidotriches atteint le complexe hémaxanal.

b) Ceinture et nageoire pelviennes (fig. 31, 37)

L'os pelvien (*o.pelv.*), large et bien ossifié, s'attache à l'extrémité inférieure du cleithrum (qui correspond aussi au point le plus antérieur du coracoïde). Il est muni d'un fort processus postérieur (*pr.post.pelv*) qui prolonge un épais bourrelet observable à la surface externe de l'os et sur lequel s'attachaient les ligaments assurant la fixation des os pelviens.

Les nageoires pelviennes sont constituées de 6 lépidotriches. Le premier, fin, n'est pas bifurqué mais simplement articulé sur toute sa longueur. Deux dichotomies sont observables sur tous les autres lépidotriches. Ceux-ci sont longs ; leur extrémité postérieure atteint en effet l'extrémité distale de la plus grande épine de la nageoire anale.

4) Les écailles

Les écailles, très fines, sont cycloïdes. Elles ne recouvrent pas la base des nageoires impaires. Entre les nageoires pelviennes et anale on observe une série d'écussons ornés d'une pointe postérieure.

III. — Description anatomique d'*A. oblongus* nov. sp.

1) Forme générale du corps

Très proche des deux autres espèces d'*Aipichthys*, *A. oblongus* en diffère principalement par la forme du corps. Difficilement mesurable puisque les os de la tête sont dispersés, il est cependant possible

Source : MNHN, Paris

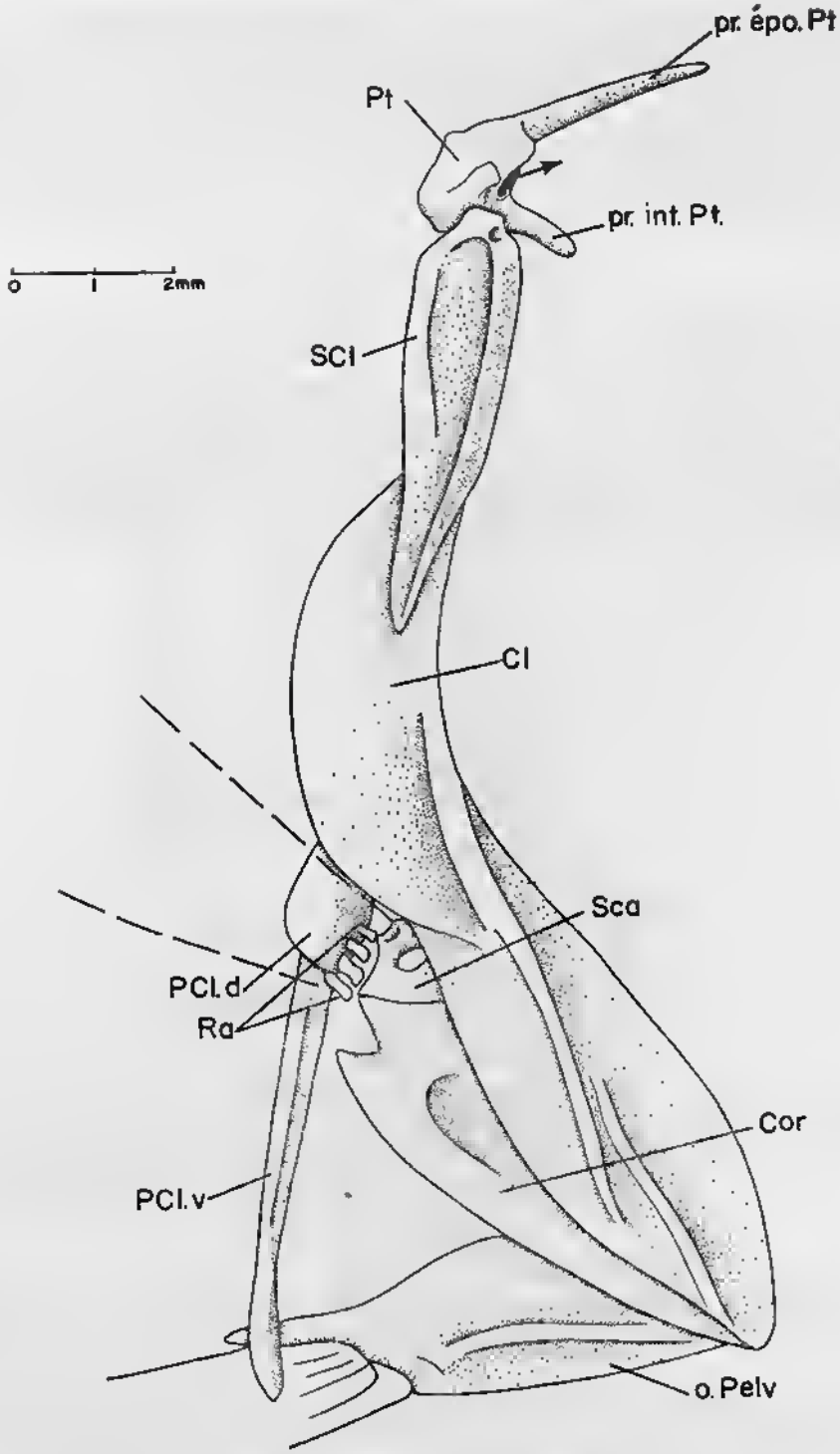


Fig. 37. — *Aipichthys minor* (Pictet) : Ceinture scapulaire et ceinture pelvienne en vue externe. D'après l'individu MNHNP.1939-13-141.

Source : MNHN, Paris

de mesurer d'une part la longueur vertébrale (les vertèbres sont en connexion jusqu'à l'extrémité des hypuraux) et d'estimer la longueur de la tête puisque le neurocrâne est conservé dans sa totalité. Ceci conduit à une longueur standard approximative de 70 mm au moins, donc supérieure à celle de tous les autres spécimens connus d'*Aipichthys*. Par ailleurs, même si l'on tient compte d'une légère déformation du tronc (nageoire dorsale déplacée vers l'avant et nageoire anale vers l'arrière), on n'arrive pas à une hauteur de 40 mm, donc le rapport hauteur du tronc sur longueur standard est à peine supérieur à 0,50 (chez *A. velifer* et *A. minor*, il avoisine 0,81 et 0,88).

2) Description de la tête (fig. 38, 39)

A. *Le neurocrâne* (fig. 38).

La crête supraoccipitale (*Socc*) se rapproche plus, par sa hauteur, de celle d'*Aipichthys velifer* (fig. 25). Comme chez cette espèce, c'est une lame osseuse dont l'épaisseur s'accroît progressivement vers l'avant, sans toutefois former de bourrelet antérieur. En effet, contrairement aux cas des formes classiques en aiguillon, la partie antérieure est ici déprimée en une gouttière dont le fond présente de nombreuses cryptes séparées par des ponts osseux, donnant à l'os un aspect spongieux. La régression osseuse paraît nettement plus marquée ici que chez *A. velifer*.

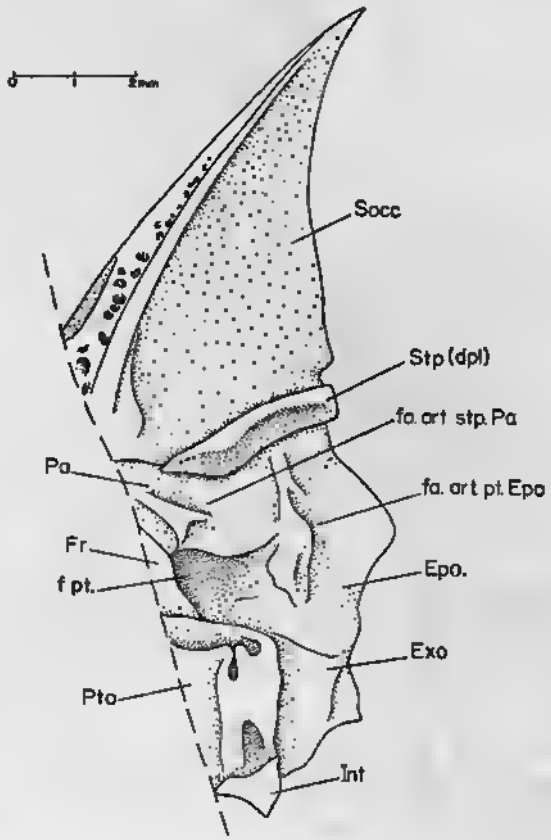


Fig. 38. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : Partie postérieure du neurocrâne. D'après l'individu AUB.107267.

L'arrière du neurocrâne, bien visible sur l'individu 107267, est en tous points semblable à celui d'*Aipichthys velifer*. On notera cependant que, sur le ptérotique (*Pto*), le passage du canal sensoriel en direction du préopercule est ici assuré par un pore rond et non par une échancrure.

Source : MNHN, Paris

B. *Le splanchnocrâne* (fig. 39).

a) Région ptérygo-carrée

Elle est formée, comme chez les autres *Aipichthys*, par des os dont la surface dentée est très importante.

Le carré (*Q*) est très étroit.

b) Appareil operculaire

L'opercule, de forme oblongue, est haut et étroit (il est presque 3 fois plus haut que large). Sa largeur maximale est située environ à mi-hauteur. Sa surface est ornée de petites rides très fines qui convergent approximativement vers le processus opercularis. Une ou deux écailles sont présentes à ce niveau.

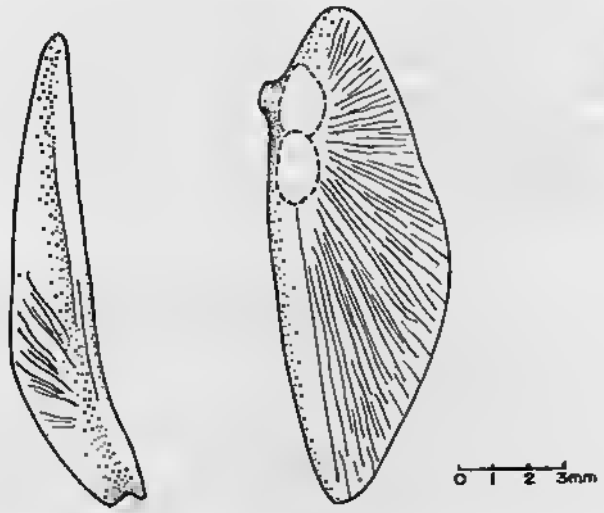


Fig. 39. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : Préopercule et opercule droits en vue externe. D'après l'individu AUB.107220.

Le préopercule est caractérisé par une branche antérieure courte formant avec la branche supérieure un angle très ouvert. On n'observe pas à sa surface de pores correspondant aux canalicules secondaires du canal préoperculaire, comme c'est le cas chez *A. velifer*. Seules sont visibles en vue externe, de très fines stries qui convergent vers l'angle des deux branches.

c) Arc hyoïde

L'hyomandibulaire est caractérisé par le développement d'une plaque antérieure située à l'avant du processus descendant antérieur (dont elle fait partie) et qui viendrait au contact du métaptérygoïde et de l'entoptérygoïde.

Le symplectique est très fort. Son extrémité proximale devait nécessairement dépasser largement vers le haut le bord supérieur du carré, contrairement à ce qui s'observe chez *A. velifer*.

3) Description du squelette post-crânien (fig. 40-44)

A. *La colonne vertébrale.*

Elle comprend 25 vertèbres : 10 abdominales et 15 postabdominales dont 4 participent au soutien des lépidotriches caudaux.

Source : MNHN, Paris

Les 8 vertèbres abdominales postérieures munies de côtes présentent toutes des processus transverses bien développés dont la longueur s'accroît progressivement. Les côtes atteignent environ la moitié de la hauteur de la cavité abdominale.

Tous les centra postabdominaux sont plus longs que hauts. Des épineuraux sont observables sur les 3 premières vertèbres abdominales ; ils s'éloignent ensuite progressivement de l'axe du corps sur les neurapophyses suivantes jusqu'au niveau de la 3e vertèbre postabdominale. Les épipleuraux ne semblent présents que sur la dernière vertèbre abdominale, où ils s'articulent sur les processus transverses, et sur les 3 premières vertèbres postabdominales.

B. *Les nageoires impaires* (fig. 40-42).

a) La nageoire dorsale (fig. 40)

Elle se compose de 2 épines suivies de 22 rayons articulés qui, à l'exception du premier, sont tous bifurqués. Ce premier lépidotriche, remarquablement long, présente, comme chez les autres espèces d'*Aipichthys*, des articles distaux séparés par des lignes sinueuses. Une telle morphologie, qui semble avoir pour fonction de renforcer la structure du lépidotriche, s'observe sur de très longs rayons. On la retrouve notamment chez *Pharmacichthys* et chez *Nematonotus longispinus*.

Les deux épines dorsales sont fortes. La première (*ép.1*) présente latéralement, comme chez *A. velifer*, une ligne longitudinale qui représente peut-être la trace de la fusion de deux épines.

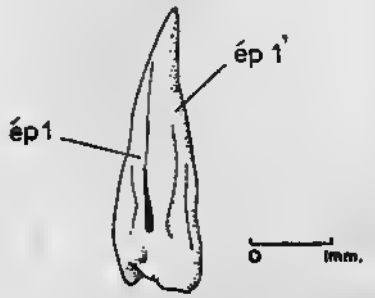


Fig. 40. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : Première épine de la nageoire dorsale. D'après l'individu AUB.107267.

La nageoire dorsale est précédée par 3 prédorsaux très fins, longs et rectilignes, accolés contre le premier axonoste proximal et coiffés par le crochet antérieur, très développé, de ce dernier (crochet qui est nettement plus développé que celui d'*A. velifer*). L'endosquelette de la nageoire dorsale est constitué de 24 axonostes proximaux.

b) La nageoire anale (fig. 41)

Elle se compose de 4 épines suivies de 16 rayons articulés et bifurqués. Seules les deux épines postérieures sont bien développées, les deux premières étant petites et espacées. La longueur des lépidotriches est inconnue.

La nageoire anale est soutenue par 18 axonostes proximaux. Le premier axonoste proximal participe à la constitution d'un complexe hémaxanal (*comp.hémax*) très puissant qui monte à hauteur des processus transverses. A sa partie proximale, le complexe se termine par un très fort crochet antérieur rappelant davantage celui des Polymixiidae que celui des autres espèces d'*Aipichthys*. Sur ce complexe s'articulent seulement les deux petites épines antérieures. Les plaques mésiales des axonostes

Source : MNHN, Paris

proximaux sont peu crantées, contrairement à ce qui s'observe chez *A. minor*. Ce caractère rapproche en revanche davantage *A. oblongus* d'*A. velifer*. La même constatation est valable pour la nageoire dorsale.

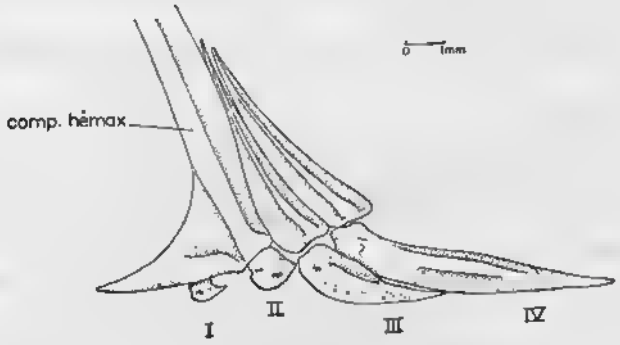


Fig. 41. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : Épines de la nageoire anale.
D'après l'individu AUB.107267.

c) La nageoire caudale (fig. 42)

Elle se distingue de celle d'*A. velifer* par une tendance à la soudure à la base des hypuraux 1 et 2 (*Hyp.1 + 2*) d'une part et des hypuraux 3 et 4 (*Hyp 3 + 4*) d'autre part. L'hypural 4 est très élargi. Il n'y a pas disparition de l'hypural 6, qui est même bien développé, ni tendance à une soudure entre les deux complexes terminaux. On notera que l'extrémité proximale de l'ensemble constitué par les hypuraux 1 et 2 vient au contact du stégural (*St*) par-dessus le complexe uroterminal (*PU1 + U1*). Une telle disposition est également observable chez certains spécimens d'*A. velifer*. L'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n. PU2*) est très développée puisque sa longueur représente les 3/4 de celle de l'épine neurale précédente. Elle semble en outre plus large que celle d'*A. velifer* ou d'*A. minor*.

Les lépidotriches caudaux ne sont pas conservés.

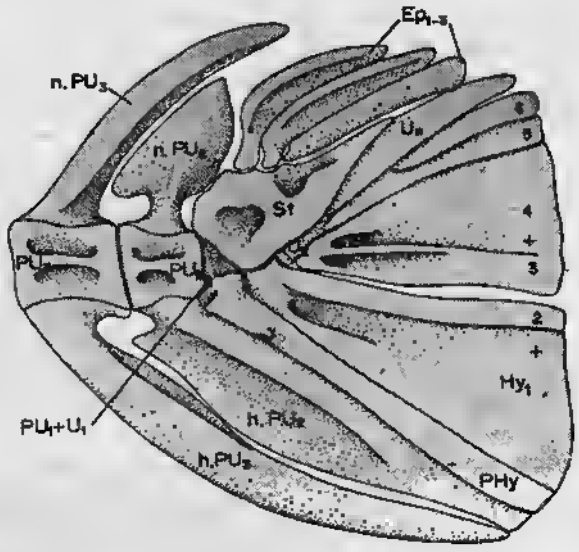


Fig. 42. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : Squelette caudal axial.
D'après l'individu AUB.107220.

Source : MNHN, Paris

C. *Le squelette appendiculaire* (fig. 43, 44).

a) Ceinture scapulaire (fig. 43)

Le supratemporal (*Stp*) n'est pas conservé.

Le posttemporal (*Pt*) et le supracleithrum (*SCl*) sont sensiblement identiques à ceux d'*A. velifer* (fig. 37).

Les proportions du cleithrum (*Cl*) sont par contre notablement différentes de celles observées chez les autres espèces d'*Aipichthys*. On remarque en effet un raccourcissement important de la branche inférieure qui, de ce fait, paraît plus large. Le bourrelet qui longe le bord antérieur de la branche supérieure, très large, présente un fort développement au-dessus de la plaque osseuse supérieure et se termine dorsalement en baguette effilée.

Le postcleithrum est caractérisé par un élargissement de sa partie ventrale (*PCl.v*) rappelant — en moins développé — ce qui s'observe chez *Mene rhombeus*.

La scapula, le coracoïde et la nageoire pectorale ne sont pas conservés.

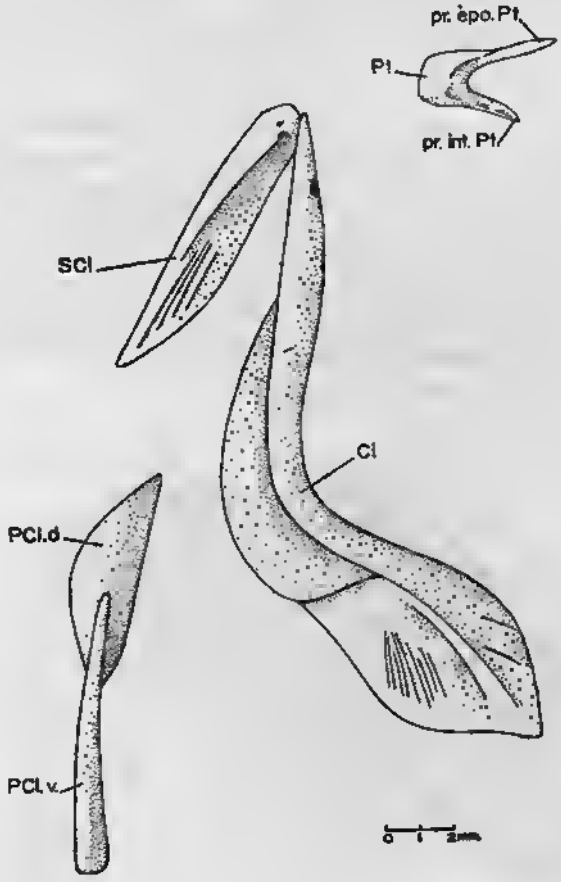


Fig. 43. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : Partie de la ceinture scapulaire. D'après l'individu AUB.107220.

Source : MNHN, Paris

b) Ceinture pelvienne (fig. 44)

Les os pelviens sont typiques du genre en raison de leur élargissement dans le sens dorso-ventral et de la présence d'un fort processus postérieur (*pr.p.pelv.*). Une légère ornementation est observable à leur surface externe.

Les nageoires pelviennes ne sont pas conservées.

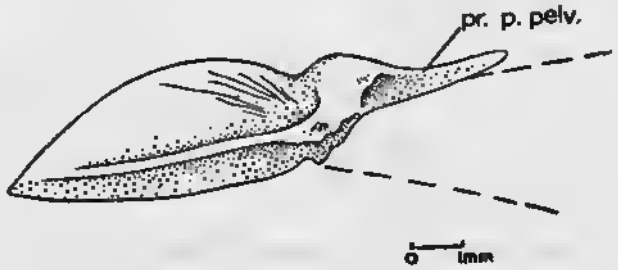


FIG. 44. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : Ceinture pelvienne.
D'après l'individu AUB.107267.

4) Les écailles

Les écailles, cycloïdes, sont de grande taille. Deux d'entre elles sont présentes à l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

IV. — *Historique et relations interspécifiques du genre* Aipichthys

C'est en 1850 que pour la première fois furent décrits simultanément par F. J. PICTET et F. DIXON, deux espèces : *Platax minor* et *Microdon nuchalis* provenant respectivement du Crétacé du Liban et de la Craie d'Angleterre. Ces deux espèces sont les plus anciennes espèces d'*Aipichthys* qui aient été décrites. Toutefois, ce n'est qu'en 1860 que F. STEINDACHNER créa le genre *Aipichthys* pour l'espèce *A. pretiosus* provenant du Crétacé de Comen en Yougoslavie. En 1887, J. W. DAVIS créait une nouvelle espèce, *Platax brevis* provenant du Crétacé du Liban, tandis que la même année A. S. WOODWARD considérait (quoiqu'avec doute) *Microdon nuchalis* Dixon, comme un représentant du genre *Platax* (*P? nuchalis*).

C'est seulement en 1901 que *Platax minor* Pictet et *Platax ?nuchalis* (Dixon) furent considérées par A. S WOODWARD comme des espèces d'*Aipichthys* Steindachner. A. S. WOONWARD créait en même temps l'espèce *A. velifer* à partir d'un matériel confondu par J. W. DAVIS avec *Platax minor*.

Considéré par A. S. WOONWARD (1901), qui reprenait en cela les idées de F. J. PICTET & H. HUMBERT (1866), comme un membre de la famille des Carangidae, *Aipichthys* fut ensuite considéré par G. A. BOULENGER (1904) comme un Scorpidae avant d'être intégré par C. T. REGAN (1911) dans la famille des Trachichthyidae. Différents auteurs (W. K. GREGORY, 1933, L. S. BERG, 1940, A. S. ROMER, 1945, et L. BERTIN & C. ARAMBOURG, 1958) suivirent l'une ou l'autre de ces interprétations (cf. C. PATTERSON, 1964).

En 1964, C. PATTERSON créa (p. 303) pour le seul genre *Aipichthys*, la nouvelle famille des Aipichthyidae qu'il plaça au sein des Béryciformes. Par la suite (1968), il compara le sous-ordre des Dinopterygoidei (auquel appartenait *Aipichthys*) aux Lampridiformes, considérant *Aipichthys* (et *Pharmacichthys*) comme les représentants les plus anciens de ce groupe.

Enfin, en 1969, D. E. ROSEN & C. PATTERSON, intégrèrent sans ambiguïté (p. 452) ces deux genres dans l'ordre des Lampridiformes.

Source : MNHN, Paris

Si l'on compare les 3 espèces existantes d'*Aipichthys*, on constate qu'*A. oblongus* apparaît par plusieurs points plus spécialisée qu'*A. minor* ou *A. velifer*. On note ainsi :

1) Tendance à la soudure des hypuraux ventraux d'une part et dorsaux d'autre part (n'apparaissant qu'à la base de ces os).

C. Patterson (1968 : 63) signale chez *A. minor* la présence d'une soudure entre les deux complexes terminaux, bien que la ligne de fusion soit visible par transparence sous xyléne. L'examen du même matériel m'a conduit à penser que cette observation est erronée.

2) Tendance à la diminution des épines.

Une tendance à la réduction du nombre des épines dorsales a déjà été signalée chez *A. velifer* et se manifeste de façon identique chez *A. oblongus*. La nageoire anale d'*A. velifer* peut présenter 5 épines bien développées, serrées les unes contre les autres. Certains spécimens, cependant, n'en présentent que 4, la plus petite, antérieure, étant absente. Chez *A. minor* on ne compte que 4 épines (bien développées). Chez *A. oblongus* il y a réduction de l'épaisseur de l'ensemble des 4 épines et principalement des 2 premières au point qu'il existe un espace entre elles.

3) Tendance à la fermeture du passage de la branche du canal sensoriel en direction du préopercule.

Chez *A. velifer* et *A. minor*, le bord supérieur du ptérotique s'incurve brusquement à sa partie postérieure pour laisser le passage à la branche du canal sensoriel se dirigeant vers le préopercule. Chez *A. oblongus*, le bord supérieur de cette échancrure s'est replié sur lui-même formant ainsi un pore.

4) Élargissement de la partie ventrale du postcleithrum comme cela s'observe chez *Mene rhombeus* (C. Patterson, 1964 : 425).

Au contraire, *A. velifer* et *A. minor* apparaissent plus spécialisées qu'*A. oblongus* par la forme plus haute de leur corps et par l'indentation plus accusée des plaques mésiales des axonostes proximaux.

Relations phylogénétiques entre *PHARMACICHTHYS* et *AIPICHTHYS*

En 1964, C. Patterson plaçait *Pharmacichthys* au sein des Béryciformes et le rapprochait du genre *Aipichthys* (p. 401). Depuis, nous l'avons vu, ce même auteur considéra ces deux genres comme des représentants de l'ordre des Lampridiformes. La question des affinités de *Pharmacichthys* sera discutée dans un article consacré uniquement aux relations phylogénétiques des Cténosquamates. Toutefois, il est d'ores et déjà possible de démontrer que ces deux genres et les deux familles correspondantes n'appartiennent pas à un même ordre. En effet, les Pharmacichthyidae diffèrent des Aipichthyidae par les caractéres spécialisés suivants :

1) la petite bouche située en position très antérieure par suite de l'allongement de toute la partie antérieure du museau,

2) le développement du coracoïde,

3) l'apparition et le développement d'un processus du palato-carré s'articulant avec l'ethmoïde latéral,

4) le déplacement (conséquence possible du développement du processus décrit ci-dessus) de l'entoptérygoïde vers l'arriére, ce qui lui fait perdre tout contact avec le dermopalatin,

5) l'absence de contact entre le dermopalatin et l'ethmoïde latéral (due à l'allongement du museau),

6) la disparition du méplat suboculaire,

7) les crochets antérieurs des premiers rayons des nageoires dorsale, anale et pelviennes,

8) le développement conséquent de pré- et de postzygapophyses sur les vertèbres,

9) le développement remarquable de l'extrémité supérieure du cleithrum,

10) la présence d'une suture en zig-zag entre les deux cératohyaux.

Pharmacichthys est plus primitif qu'*Aipichthys* par les caractères suivants :

Source : MNHN, Paris

1) absence de soudure entre les hémi-épines neurales des vertèbres abdominales,

2) nageoires pelviennes subthoraciques,

3) absence d'écussons ventraux entre les nageoires pelviennes et anale,

4) forme de la région articulaire du prémaxillaire caractérisée par un processus ascendant peu élevé, un processus articulaire seulement ébauché et non séparé du processus ascendant, un processus post-maxillaire également au stade d'ébauche. (Un tel prémaxillaire se rapproche davantage de celui observé chez *Pateroperca* (M. Gaunant 1978*b* : 196) que de celui, plus spécialisé, d'*Aipichthys*),

5) absence de tout processus (ou ébauche de processus) ascendant du lacrymal,

6) absence de méplat suboculaire,

7) absence d'épines aux nageoires dorsale et surtout anale,

8) absence d'un véritable complexe hémaxanal formant crochet antérieur à sa partie proximale et supportant plusieurs épines,

9) présence d'un urodermal à la base des lépidotriches caudaux,

10) présence d'une épine neurale courte et élargie en feuille (jamais développée en longueur),

11) pas d'élargissement des hypuraux 1 et 4,

12) cératohyal distal présentant une fenêtre pour l'artère hyoïdienne.

En dehors de ces caractères qui les différencient, *Pharmacichthys* et *Aipichthys* présentent les points communs suivants :

1) courbure du parasphénoïde due à un certain allongement du museau vers l'avant. Cette courbure est plus accentuée chez *Pharmacichthys* où la bouche est nettement plus terminale. Néanmoins, ce caractère existe également chez d'autres formes où s'observe le même développement d'une bouche protractile,

2) indentations des plaques mésiales des axonostes proximaux des nageoires dorsale et anale s'emboîtant les unes dans les autres. Très développées chez *Pharmacichthys*, ces indentations le sont nettement moins chez *Aipichthys*, au point de n'être parfois que de simples ondulations comme chez *A. oblongus*. On notera que de telles indentations sont observables chez certains Pycnodontiformes et certains Acanthoptérygiens,

3) articles du premier rayon articulé, très long, de la nageoire dorsale séparés par des lignes obliques et sigmoïdes. Une observation similaire peut être faite sur le plus grand lépidotriche de la nageoire dorsale de *Nematonotus longispinus*,

4) base des lépidotriches caudaux profondément divisée et embrassant fortement la partie postérieure des éléments du squelette caudal axial. Il faut d'abord noter que cette hypurostégie est nettement plus accusée chez *Pharmacichthys* que chez *Aipichthys*. Par ailleurs, elle existe également chez de nombreuses autres formes (E. & Y. Le Danois, 1964) mais, contrairement à ce que pensent ces auteurs, elle doit être considérée comme un problème de morphologie fonctionnelle.

En conclusion, les similitudes existant entre *Aipichthys* et *Pharmacichthys* paraissent dues à un certain nombre d'adaptations à signification morpho-fonctionnelle. Il s'agit de caractères sans valeur phylogénétique comme le montre le fait que certains d'entre eux se retrouvent dans des groupes qui sont, de façon évidente, sans parenté directe avec les Poissons étudiés dans le présent mémoire (Pycnodontes, Scombriformes...).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

Division des TELEOSTEI : selon G. J. Nelson, 1969
Cohorte des EUTELEOSTEI : P. H. Greenwood & al., 1967
Super-ordre des ACANTHOPTERYGII : P. H. Greenwood & al., 1966
Ordre des BERYCIFORMES : C. T. Regan, 1911.

Diagnose émendée : cf. C. T. Regan, 1911 : 2, sauf :

— Crête supraoccipitale bien développée vers le haut et vers l'arrière, entrant largement en contact avec les épiotiques, parfois avec les exoccipitaux ou même avec la première épine neurale. Orbitosphénoïde généralement présent. Nageoires pelviennes thoraciques avec une épine bien développée. Nageoire caudale ayant typiquement 19 rayons principaux dont 17 branchus (18 dont 16 branchus chez les Pycnosteroididae).

Famille des PYCNOSTEROIDIDAE C. Patterson, 1964

Diagnose émendée : Acantbopterygii au corps aplati, aussi haut que long. Os de la tête non ornementés, à l'exception de rides sur l'appareil operculaire. Crête supraoccipitale en aiguillon, très haute, située au-dessus des frontaux, eux-mêmes très développés en hauteur. Orbitosphénoïde présent. Infraorbitaux 2 à 5 très bas par rapport au premier. Méplat suboculaire présent. Pas de contact entre pariétaux et ptérotiques. Bouche petite et protractile. Dermopalatin, ectoptérygoïde et entoptérygoïde dentés. Suspensorium incliné vers l'arrière. 26 vertèbres dont 16 post-abdominales. Épineuraux et épipleuraux présents. Nageoires impaires longues précédées respectivement par 8 (ou 9) (pour la dorsale) et 4 (pour l'anale) épines très fortes. Épines de la nageoire dorsale disposées alternativement de part et d'autre du plan sagittal. Pénultième épine anale plus développée. Nageoire caudale en palette composée de 18 rayons principaux dont 16 branchus. Squelette caudal axial caractérisé par l'existence d'une épine neurale de la vertèbre préurale 2 longue et élargie. Nageoires pelviennes comprenant une épine très forte et 6 rayons. Écailles cycloïdes et cténoïdes recouvrant largement la base des nageoires et l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

Genre *PYCNOSTEROIDES* A. S. Woodward 1942

I. — *Analyse taxonomique*

1903 — *PYCNOSTERINX*, O. P. Hay, p. 444, Pl. XXXVI, fig. 4.
1903 — *AIPICHTHYS*, O. P. Hay, p. 445, Pl. XXXVII, fig. 2-3.
1942 — *PYCNOSTEROIDES*, A. S. Woonwarn, p. 540, Pl. V, fig. 1.

Source : MNHN, Paris

Diagnose : Identique à la famille.

Espèce-type : *Pycnosteroïdes levispinosus* (Hay) du Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

PYCNOSTEROIDES levispinosus (Hay, 1903)
Pl. XII, fig. 1, 3, Pl. XIII, fig. 1-2.

1903 — *Pycnosterinx levispinosus* : O. P. Hay, p. 444, Pl. XXXVI, fig. 4.
1903 — *Aipichthys formosus* : O. P. Hay, p. 445, Pl. XXXVII, fig. 2-3.
1942 — *Pycnosteroïdes levispinosus* (Hay) : A. S Woodward, p. 540, Pl. V, fig. 1.
1964 — *Pycnosteroïdes levispinosus* (Hay) : C. Patterson, p. 389, fig. 81.
1968 — *Pycnosteroïdes levispinosus* (Hay) : C. Patterson, p. 65, fig. 12.

Diagnose : Identique à celle du genre.

Holotype : N° 4528 conservé au département de Paléontologie de l'American Museum ol Natural History à New York.

Matériel : Sont conservés

— au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, les spécimens 1961-29-68 a et b (Collection C. Arambourg), et HDJ-73-2, 6, 61, 62, 63, 97, 105, 106 et 112, (Collection M. Gaudant). Cette collection est entièrement préparée à l'acide.

— à l'American Museum ol Natural History à New York, les n° 4554, 3691 et 7169 ; Les N° 4519 a et b correspondant à *Aipichthys formosus* décrit par O. P. Hay.

— au British Museum (Natural History) à Londres, les n° 52509 et P. 13901 g et d (anciennement 108987 et 108988).

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Mensurations : (en mm).

	L. T	L. st	H. tr	H. tête *	L. tête	L. a. D	L. a. A
HDJ-73-105	(57)	48	34	19	20	16	34
HDJ-73-112	58	(50)	36	19	20	18	35

* La hauteur de la tête ne comprend pas la crête supraoccipitale.

Formules :

C.V. = 10 + 16 (4)
D = VIII (IX ?) + 16-18 / (24)
A = IV + 13-14 / (17)
Pect = 11
Pelv = I + 6
Caud = (III) + I + 8 — 8 + I + (III)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 1 — — —

Source : MNHN, Paris

II. — *Description anatomique*

1) Forme générale du corps

Petit poisson ovoïde dont la longueur standard atteint 60 mm au maximum. La hauteur maximale du tronc est légérement inférieure à la longueur standard. La crête supraoccipitale, plus haute que longue, est caractérisée par un fort renflement en aiguillon. Les nageoires sont précédées de 1 (pelviennes) ou plusieurs (dorsale et anale) épines très fortes. La nageoire caudale est en palette. Les côtes, très courtes, ne sont pas visibles au-dessous des nageoires pectorales.

2) Description de la tête (fig. 45-53)

A. — *Le neurocrâne* (fig. 45-47).

La majeure partie du neurocrâne est formée par les frontaux (*Fr*) qui présentent un trés fort développement en hauteur. Quadrangulaires dans leur partie postérieure, ils dépassent nettement vers l'arrière la verticale passant par le bord postérieur de l'orbite. Leur développement important vers l'arrière leur fait recouvrir en partie les pariétaux (*Pa*) et la fosse posttemporale (*f.pt*). Ils ne sont pas ornementés. Le canal supraorbitaire (*c.s.o*) court le long du bord supérieur de l'orbite. Il présente deux canalicules importants : l'un, antérieur, part à angle droit en direction de son homologue et s'ouvre à proximité du plan sagittal par un large pore ; l'autre, postérieur, part en direction des pariétaux et s'ouvre également par un large pore situé peu avant la limite postérieure des frontaux. A la partie antérieure des frontaux, le canal supraorbitaire s'ouvre par un pore trés allongé dirigé vers les nasaux (*Na*).

Faisant suite à la partie antérieure des frontaux, le mésethmoïde (*Mesth*) présente des limites relativement floues. Comme chez *Aipichthys*, il est formé de deux parties : l'une qui prolonge vers l'avant les frontaux devait être probablement échancrée à sa partie médiane (passage des processus ascendants des prémaxillaires) ; l'autre, médiane, perpendiculaire à la partie supérieure, vient au contact du vomer (*Vo*). De part et d'autre de cette zone osseuse centrale, se placent les nasaux (*Na*). Peu développés, si on les compare à ceux d'*Aipichthys* (fig. 25), ils se présentent sous forme de tubes creux, courts, légérement élargis aux deux extrémités.

Les ethmoïdes latéraux (*Ethm.lat*) sont disposés perpendiculairement au parasphénoïde (*Psph*) qu'ils dépassent latéralement, et se terminent par une sorte de processus pour l'articulation avec le lacrymal (*Iorbl*). Les ethmoïdes latéraux sont parsemés de pores, cavités et ponts osseux, qui leur donnent une texture spongieuse identique à celle observée chez *Aipichthys*.

En arrière des frontaux, les pariétaux (*Pa*), triangulaires, sont totalement séparés l'un de l'autre par le supraoccipital (*Socc*). Leur partie antérieure est recouverte par l'extrémité postérieure des frontaux. Ils ne participent pas au toit de la fosse posttemporale (*f.pt*) et semblent n'avoir aucun contact avec les ptérotiques (*Pto*). Un bourrelet limite leur bord postéro-supérieur.

La fosse posttemporale (*f.pt*) est formée par les ptérotiques (*Pto*) pour le plancher, par les épiotiques (*Epo*) et les sphénotiques (*Spo*) pour le mur interne. Les frontaux recouvrent la partie la plus antérieure de la fosse posttemporale. Ce développement rappelle celui observé chez certains Holocentridae dont la fosse posttemporale est alors considérée comme fermée.

Les ptérotiques (Pto) sont massifs, plus longs que hauts, creusés dans leur moitié antérieure par une fosse (*f.md*) permettant l'insertion du muscle dilatateur de l'opercule. Au-dessous de la partie postérieure de cette fosse, un processus relativement peu marqué assure la fixation du muscle élévateur du 4e arc branchial (*pr.m.e.abr*). En arrière de ce processus, et se continuant jusqu'au-dessous de lui, une large facette (*fa.art.hmd*) allongée, permet l'articulation de la tête de l'hyomandibulaire. Le canal sensoriel (*c.s*) s'ouvre à l'arrière par un large pore allongé et pénètre dans le ptérotique où il se divise en 2 branches : l'une court dans une gouttière allongée située le long du bord supérieur de l'os (*g.br. c.s.fr*), en direction du canal supraorbitaire précédemment décrit sur les frontaux ; l'autre se dirige perpendiculairement en direction du préopercule et s'ouvre peu après par un large foramen aux contours irréguliers (*fo.br.c.s.pop*). Les ptérotiques assurent à eux seuls l'articulation des hyomandibulaires.

Source : MNHN, Paris

En avant des ptérotiques, les sphénotiques (*Spo*) se présentent chacun comme une plaque osseuse repliée sur elle-même. La gouttière ainsi formée, assure la jonction entre le canal supraorbitaire et le canal infraorbitaire.

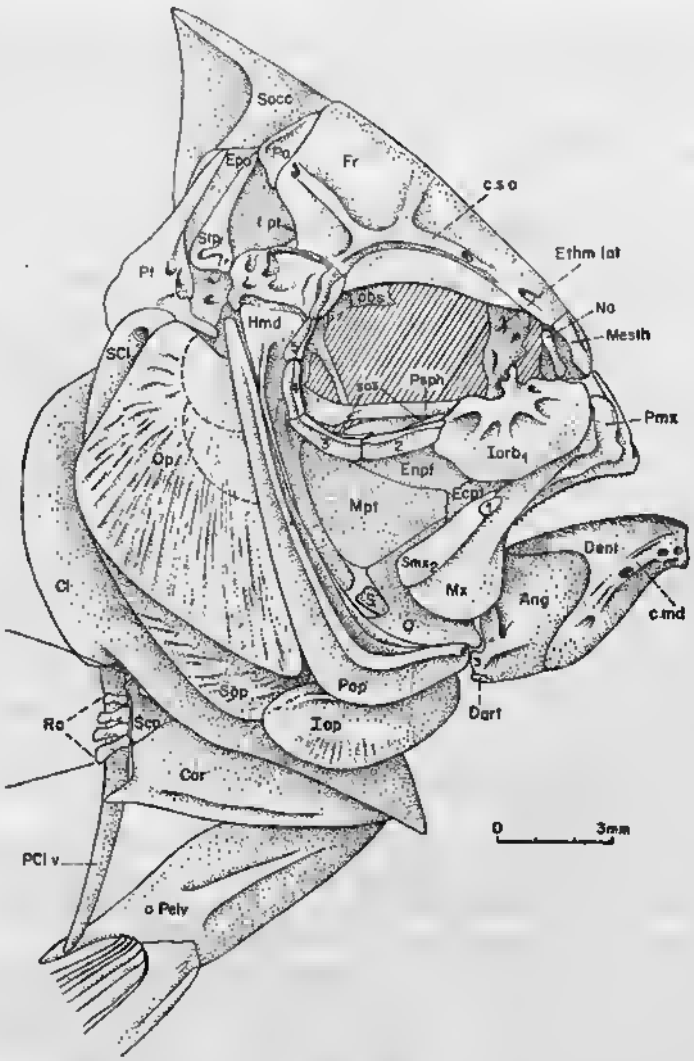


Fig. 45. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Vue générale de la tête.

Les limites entre les épiotiques (*Epo*) et les exoccipitaux (*Exo*) ne sont pas discernables. Il semble que, comme chez *Aipichthys*, les épiotiques aient été assez fortement développés.

Séparant les épiotiques, les pariétaux et la partie la plus postérieure des frontaux, le supra-occipital comporte une grande crête en aiguillon (*Socc*). Le bord antérieur de la crête prolonge exactement le bord postérieur des frontaux, contrairement à *Aipichthys* où l'angle formé est légèrement inférieur à 180°. En arrière de l'aiguillon, une plaque osseuse, fine, tend à se développer en arrière des épiotiques et vient très bas (contrairement à celle d'*Aipichthys* qui reste confinée au-dessus de cet os). Cette tendance au développement d'une plaque osseuse en arrière des épiotiques se retrouve chez les Holocentridae actuels (S. Zehren, 1979).

L'orbitospbénoïde (*Obs*), généralement mal conservé, semble peu développé.

Source : MNHN, Paris

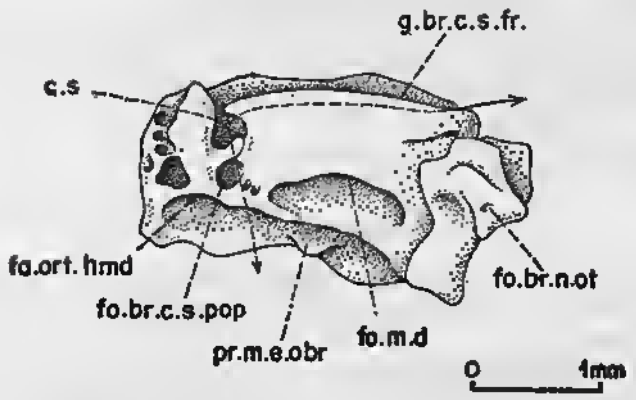


Fig. 46. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Ptérotique en vue latérale externe.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-106.

Pleurosphénoïde et prootique ne peuvent pas être décrits par suite de leur trop mauvaise conservation.

Le basisphénoïde (*Bs*) est observable par sa partie antérieure impaire, constituée par une baguette robuste qui atteint le parasphénoïde (*Psph*). Celui-ci semble rectiligne. En avant, le vomer (*Vo*) est le plus souvent caché par le lacrymal ; sur l'individu HDJ-73-97, le vomer, légèrement retourné sur lui-même, semble présenter une petite plaque dentée.

La série infraorbitaire est composée de 5 os. L'infraorbital 1 (*Iorb1*) ou lacrymal, grossièrement ovale, est caractérisé par un fort processus ascendant (*pr.asc.La*) situé sur son bord supérieur juste en avant de l'ethmoïde latéral. Un tel processus se retrouve chez *Omosomopsis*, genre présent dans le Crétacé du Jbel Tselfat au Maroc (M. Gaunant 1978*c* : 87). Il a été en outre signalé par D. E. Rosen & C. Patterson (1969 : 380) chez les Percopsiformes où il paraît être plus développé. A remarquer aussi qu'une ébauche de ce processus s'observe chez *Aipichthys* (fig. 28). Les infraorbitaux 2 à 5 (*Iorb 2 à 5*) sont très bas et allongés comme ceux des Holocentridae. L'infraorbital 2 s'encastre légèrement dans une encoche postérieure du lacrymal rappelant en cela une disposition observée chez certains Holocentridae.

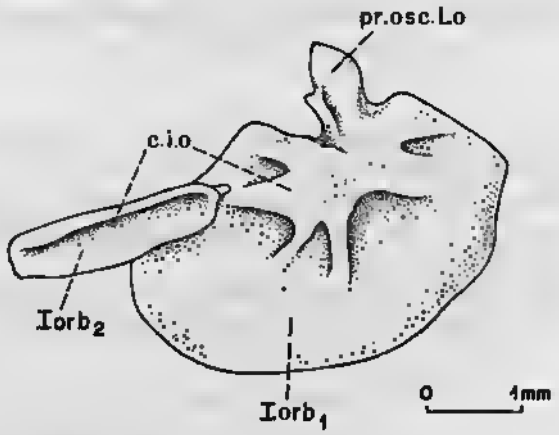


Fig. 47. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Infraorbitaux 1 et 2.
D'après les individus MNHNP.HDJ-73-60 et MNHNP.HDJ-73-87.

Source : MNHN, Paris

Le canal infraorbitaire (*c.i.o*) court sous un rebord osseux le long des 4 infraorbitaux postérieurs. Au niveau du lacrymal se forme un large tube qui s'ouvre par 4 pores importants.

Un méplat suboculaire (*sos*) est observable (fig. 45) le long du 3e infraorbital mais existe aussi probablement le long du second. Sur ces deux os il est cependant très réduit.

B. *Le splanchnocrâne* (fig. 45, 48-53).

a) Région ptérygo-carrée (fig. 45, 48)

Le carré (*Q*), dont le bord supérieur est rectiligne, présente une profonde échancrure au niveau de la gouttière du symplectique (*S*), ce qui donne à son bord postérieur une longueur nettement inférieure à celle de son bord antérieur.

Le métaptérygoïde (*Mpt*), triangulaire, s'accole exactement au bord supérieur du carré et aux processus antérieur (*pr.desc.ant.Hmd*) et postérieur (*pr.desc.post.Hmd*) de l'hyomandibulaire. Son bord postérieur est arrondi par suite de la courbure du processus descendant postérieur de l'hyomandibulaire.

L'ectoptérygoïde (*Ecpt*) est trapu. Ses deux branches font entre elles un angle d'environ 120°. Sur les 4/5 de son bord inférieur s'observe une plaque dentée dont la largeur maximale correspond à la moitié de la largeur maximale de l'ectoptérygoïde.

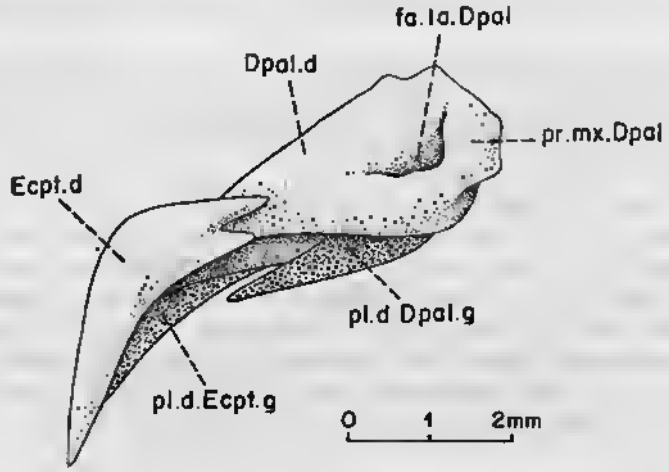


Fig. 48. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Ectoptérygoïde et dermopalatin. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-107.

L'ectoptérygoïde s'articule avec le dermopalatin (*Dpal*) par une suture en zig-zag. Cet os, court et massif, présente une large plaque dentée (*pl.d.Dpal*) qui fait suite à celle de l'ectoptérygoïde et couvre tout son bord inférieur. En avant, un processus (*pr.mx.Dpal*), haut mais peu dégagé du corps de l'os, assure l'articulation avec le maxillaire. En arrière de ce processus, une dépression (*fa.la.Dpal*) correspond au point d'attache du lacrymal.

L'entoptérygoïde (*Enpt*), limité à sa partie inférieure par le dermopalatin, l'ectoptérygoïde et le métaptérygoïde, atteint le parasphénoïde. Il est presque entièrement couvert de petites dents.

b) Mâchoire supérieure (fig. 49)

Le prémaxillaire (*Pmx*) est court puisque son processus alvéolaire (*pr.alv.Pmx*) représente à peine les 3/5e de la longueur de la mâchoire. Il est garni de nombreuses petites dents, à peine visibles en vue latérale externe, et dont l'ensemble forme une sorte de râpe. Le processus ascendant (*pr.asc.Pmx*) est grand ; sa longueur représente les 3/5e de celle du processus alvéolaire. Il est nettement plus long

Source : MNHN, Paris

que le processus articulaire (*pr.art.Pmx*) et situé dans un plan perpendiculaire à celui-ci. Un processus post-maxillaire (*pr.p.mx.Pmx*) est en partie visible mais ses limites sont impossibles à préciser.

Le maxillaire (*Mx*) constitue la partie postérieure du bord oral en arrière du prémaxillaire. Sa plaque postérieure (*pl.p.Mx*), très développée vers le bas, contribue à doubler la hauteur de l'os à ce niveau. Un bourrelet est observable sur cette plaque dans le prolongement du corps de l'os. A sa partie antérieure, le processus articulaire (*pr.art.Mx*) est nettement plus petit que son homologue du prémaxillaire auquel il s'accole. Peu en arrière, un processus transversal (*b.tr.Mx*) limite les mouvements du maxillaire par rapport au dermopalatin lors de l'ouverture de la bouche.

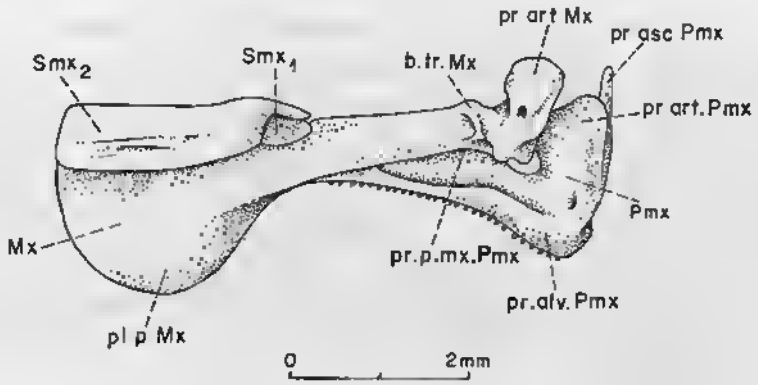


Fig. 49. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Mâchoire supérieure en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-97.

Le maxillaire est surmonté par deux supramaxillaires. Le supramaxillaire antérieur (*Smx1*), très réduit, presque circulaire, est surmonté par un court processus du supramaxillaire postérieur (*Smx2*). Celui-ci forme un trapèze relativement étroit et allongé, orné de quelques rides très fines.

c) Mandibule (fig. 50)

Elle est courte, mais cependant deux fois plus longue que haute. Le dentaire (*Dent*) présente plusieurs séries de petites dents, identiques à celles du prémaxillaire, sur les 4/5e de son bord oral. En vue latérale externe, le processus alvéolaire forme un surplomb par rapport au corps de l'os. Une fossette allongée, située environ à mi-longueur de ce processus permettait l'insertion des ligament

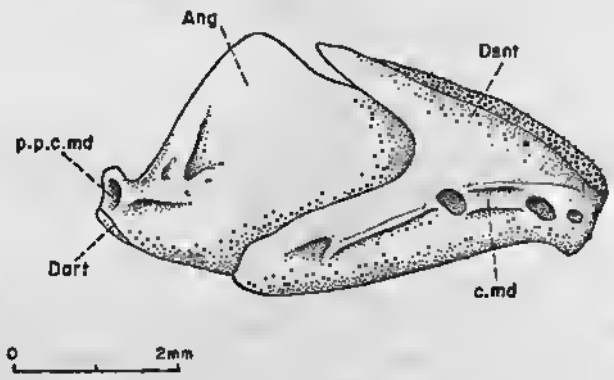


Fig. 50. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Mâchoire inférieure en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-97.

Source : MNHN, Paris

de la lèvre. Dans la région symphysaire le dentaire s'incurve légèrement vers le bas, sans constituer toutefois un véritable crochet comme chez *Aipichthys*. Postérieurement, le dentaire est échancré en V de façon à recevoir la partie antérieure de l'angulaire (*Ang*). Cet os forme à lui seul la totalité du processus coronoïde qui est séparé de l'extrémité postéro-dorsale du dentaire. Un très petit dermarticulaire (*Dart*) coiffe l'angle postéro-ventral de l'angulaire.

Le canal mandibulaire (*c.md*) court le long du bord inférieur de la mandibule et s'ouvre par 4 pores de grande taille, tous situés sur le dentaire. Il s'enfonce ensuite dans l'os pour n'être plus visible qu'au niveau du processus rétroarticulaire où il s'ouvre par un large pore (*p.p.c.md*) allongé verticalement.

d) Arc hyoïde et arcs branchiaux (fig. 45, 51-53)

L'hyomandibulaire (*Hmd*) possède une tête articulaire (*t.art.Hmd*) unique. Il est étroit et allongé. Partant de la partie supérieure de l'os, un fort bourrelet se dirige vers le processus opercularis (*pr.op*) situé relativement bas par rapport au sommet de l'os, puis s'incurve vers l'avant pour former le bord postérieur du processus descendant postérieur (*pr.desc.p.Hmd*) contre lequel vient s'appuyer l'avant du préopercule. Ce processus, long, étroit et légèrement arqué, donne à l'ensemble de l'os une forme concave vers l'avant. S'appuyant sous la partie antéro-ventrale de la tête articulaire dont il n'est pas nettement séparé, le processus descendant antérieur (*pr.desc.a.Hmd*) est très court et se termine en pointe vers l'avant. Il n'y a pas de fenêtre métaptérygoïdienne, le métaptérygoïde venant s'encastrer exactement dans l'angle formé par ces deux processus. En position normale, l'hyomandibulaire est légèrement incliné vers l'arrière.

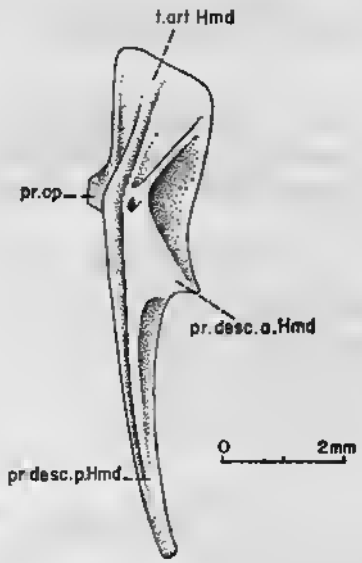


Fig. 51. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Hyomandibulaire en vue latérale externe. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-87.

Le symplectique (*S*), en forme de baguette arquée, prolonge la courbure de l'hyomandibulaire. Il occupe une position très oblique puisque son axe fait un angle de 30° avec l'horizontale.

Le cératohyal proximal n'est pas observable. Le cératohyal distal (*Chy2*) est presque aussi haut que long ; ses bords supérieur et inférieur sont faiblement concaves. Il est perforé en son centre par une large fenêtre (*fen.a.h*) qui atteint pratiquement les extrémités antérieure et postérieure de l'os. Une plaque osseuse longe le bord épaissi de celui-ci et assure latéralement l'articulation des 7 premiers rayons

Source : MNHN, Paris

branchiostèges (*R.br*) (le 8e s'articule à la limite entre les deux cératohyaux). Les 4 derniers sont élargis. La limite entre ces deux os est rectiligne et non découpée en dents de scie.

En avant du cératohyal distal, l'hypohyal dorsal (*Hyp.d*), trapézoïdal, est plus petit que l'hypohyal ventral (*Hyp.v*), quadrangulaire. L'artère byoïdienne court dans une gouttière (*g.a.h*) visible sur une faible longueur à la surface de l'hypohyal ventral, en avant de la fenêtre précédemment décrite. Elle s'enfonce à l'intérieur de l'os. Seul est alors visible le pore de sortie situé au centre de l'bypohyal ventral (*fo.a.h*).

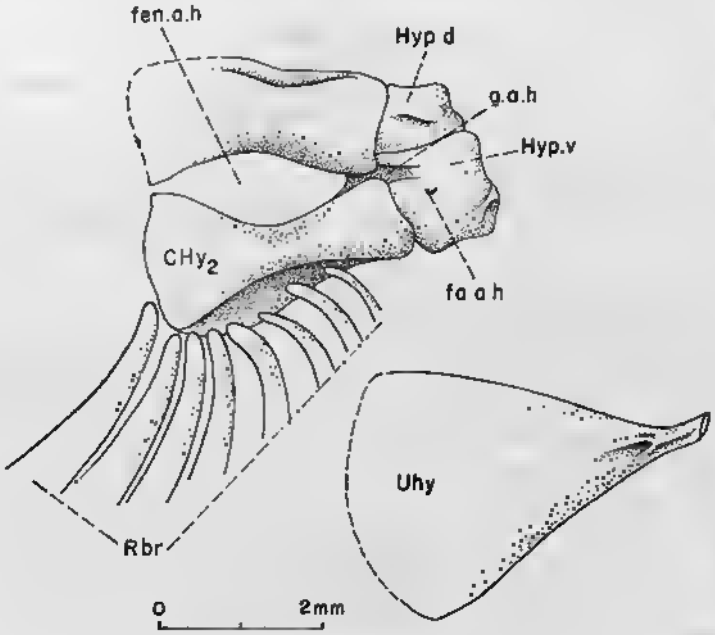


Fig. 52. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Arc hyoïde et rayons branchiostèges. D'après les individus MNHNP.HDJ-86, 87 et 97.

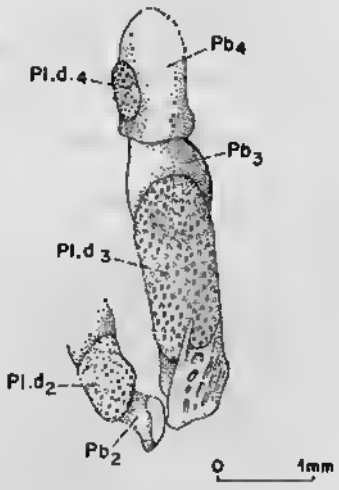


Fig. 53. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Éléments pharyngiens. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-105.

Source : MNHN, Paris

L'urohyal (*Uhy*), triangulaire et plat, présente une partie antérieure en tube plein, nettement détachée du corps de l'os.

Quelques éléments pharyngiens sont observables en vue dorsale. Le pharyngobranchial 2 (*Pb.2*) présente à sa base une plaque dentée (*pl.d.2*) plus large que le corps de l'os. Centrée sur le pharyngobranchial 3 (*Pb.3*) la plaque dentée (*pl.d.3*), ovale, représente les 2/3 de la longueur de l'os correspondant, alors que la plaque dentée 4 (*pl.d.4*) du pharyngobranchial 4 (*Pb.4*), très réduite, est située sur le bord de l'os. Les petites dents recouvrant ces plaques sont pointues, identiques entre elles et légèrement espacées.

e) Appareil operculaire (fig. 45)

Le préopercule (*Pop*) est formé d'une branche verticale très longue formant un angle droit avec la branche horizontale courte. Le bord externe est entièrement lisse. A la surface de l'os, le canal préoperculaire court sous un rebord osseux très replié sur lui-même (ce qui donne parfois l'aspect d'un tube fermé) et parfaitement lisse. Ce canal n'émet ni pore ni canalicule visible. Sa surface n'est pas ornementée.

L'opercule (*Op*), en forme de triangle à angles arrondis, est relativement large puisque sa largeur est supérieure à la moitié de sa hauteur. Il est orné de nombreuses rides rayonnant à partir de la région du processus opercularis. Ces rides, très fines, n'affectent pas le bord postérieur de l'os qui reste lisse. Deux larges écailles cycloïdes couvrent l'angle antéro-dorsal de l'os.

Le sousopercule (*Sop*), dont le bord postérieur est également lisse, longe presque tout le bord inférieur de l'opercule. Il se termine en pointe peu au-dessous et en avant de l'angle postérieur de celui-ci. Il est orné d'une dizaine de rides rayonnant approximativement à partir de son processus antérieur.

L'interopercule (*Iop*) présente des proportions variables selon les individus. Chez le spécimen HDJ-73-105, l'interopercule, ovale, est environ deux fois plus long que haut. Chez HDJ-73-97, il est 3 fois plus long que haut et se rapproche davantage, par sa forme, de celui d'*Aipichthys*. Un bourrelet longe son bord supérieur, et la surface située au-dessous et en arrière du préopercule est ornementée de nombreuses petites rides très fines sensiblement perpendiculaires au bord de l'os.

L'ensemble de l'appareil operculaire est incliné vers l'arrière, conformément à la position de l'hyomandibulaire.

3) Description du squelette post-crânien (fig. 54-58)

A. — *La colonne vertébrale* (fig. 54, 55).

Elle se compose de 10 vertèbres abdominales suivies de 16 vertèbres postabdominales dont 4 participent au soutien des lépidotriches caudaux. Les vertèbres sont légèrement plus longues que hautes.

7 paires de côtes s'articulent avec les vertèbres abdominales 4 à 10, soit directement (pour les 2 premières), soit par l'intermédiaire d'un processus transverse de longueur croissante (pour les 5 postérieures). La longueur des deux premières côtes, qui sont les plus grandes, représente moins des 2/3 de la hauteur de la cavité abdominale. Les extrémités distales des côtes ne dépassent jamais le niveau inférieur des nageoires pectorales.

La dernière hémapophyse abdominale (*He.v.abd*) est reliée à une hémacanthe (*Ha.v.abd*) par l'intermédiaire d'une plaque osseuse (*Pl.int*). L'hémacanthe est appuyée contre l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale (*He.v.p.abd.1*), elle-même doublée par une hémacanthe (*Ha.v.p.abd*). Le complexe hémaxanal (*comp.hemax*) s'appuie sur ces deux hémacanthes.

Les neurapophyses abdominales augmentent de taille de la première à la dernière, avant de se réduire progressivement au niveau des vertèbres postabdominales.

Les épineuraux, très longs, ne sont visibles qu'à partir de la 4e vertèbre abdominale. Ils s'écartent très rapidement des centres vertébraux et disparaissent avant la 3e vertèbre postabdominale. Les épipleuraux n'existent qu'au niveau des vertèbres postabdominales et disparaissent à partir de la 5e vertèbre. Leur position est exactement comparable à celle des côtes auxquelles ils ressemblent fortement.

Source : MNHN, Paris

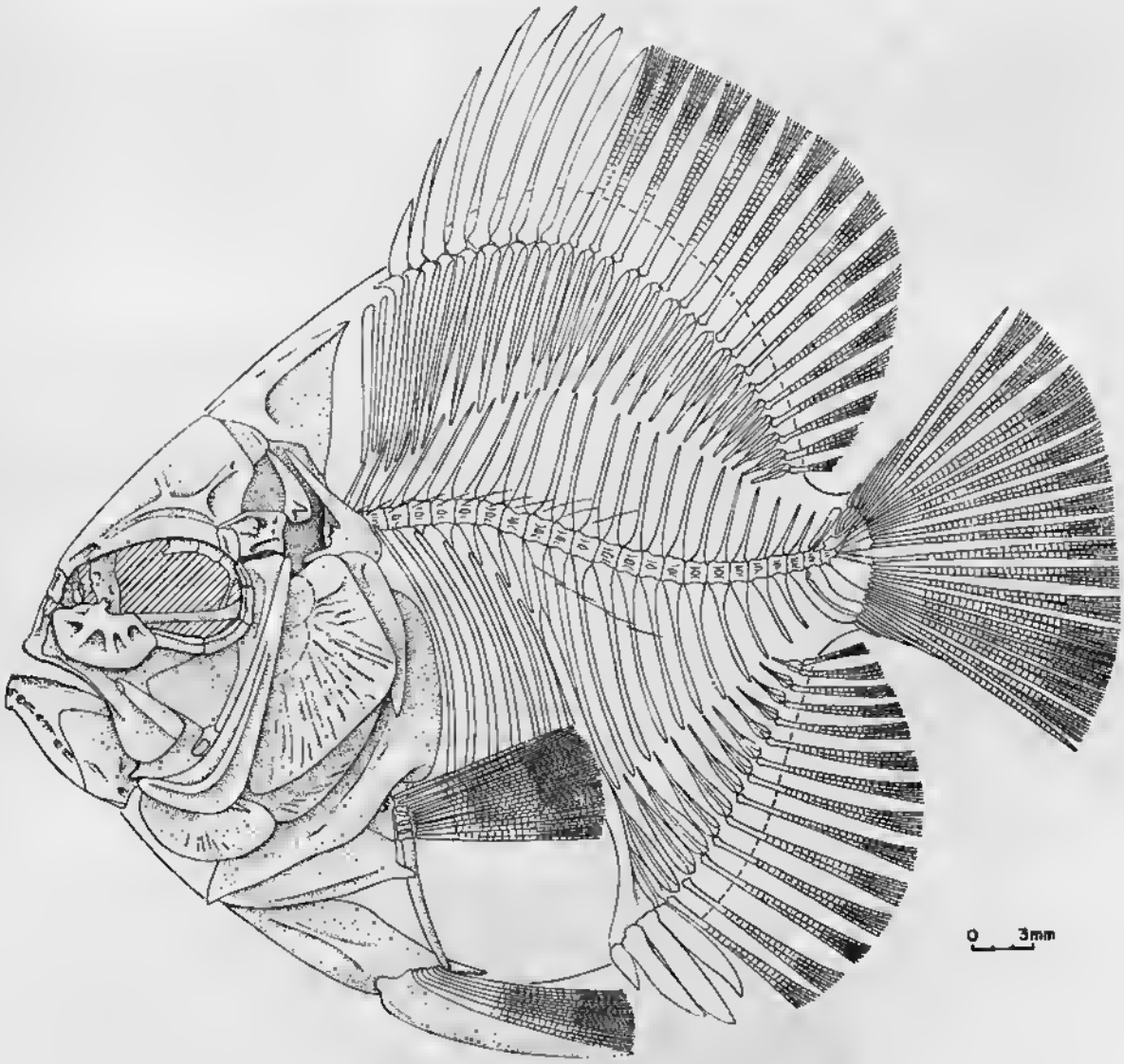


Fig. 54. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Reconstitution générale.

B. — *Les nageoires impaires* (fig. 54, 56).

a) La nageoire dorsale (fig. 54)

Elle débute à l'aplomb de la 4e vertèbre abdominale et se termine à la verticale de la 13e vertèbre postabdominale. Elle s'étend sur presque toute la longueur du dos à partir de la verticale passant par la base des nagcoires pectorales et pelviennes. Elle est constituée généralement de 8 épines suivies de 16 à 18 lépidotriches articulés et bifurqués (l'individu HDJ-73-60 en posséde 9). Ces épines, trés fortes, parfaitement lisses, sont caractérisées par leur disposition alternée à droite et à gauche par rapport au plan sagittal du corps, caractère déjà observé chez les Holocentridae tant fossiles qu'actuels. La taille de ces épines augmente de la première à la 4e (celle-ci est environ 3 fois plus grande que la 1ère) ; ensuite, la longueur reste approximativement constante pour les épines 4, 5 et 6. On constate enfin un léger raccourcissement des 2 (ou 3) derniéres. Le premier lépidotriche est de même taille que la derniére épine ; seuls les lépidotriches 7 à 9 augmentent légèrement de taille puis on constate une réduction très rapide

Source : MNHN, Paris

des suivants jusqu'au dernier, très court. La nageoire dorsale est précédée par seulement deux prédorsaux, allongés et grêles. Ils sont suivis de 24 axonostes proximaux. Le 1er présente à sa partie distale un crochet disposé à angle droit et recouvrant le 2e prédorsal. Le second axonoste est le plus long. La taille des suivants diminue très rapidement pour les axonostes correspondant aux épines, puis plus doucement pour ceux correspondant aux lépidotriches. Les plaques mésiales des axonostes proximaux ne sont jamais imbriquées les unes dans les autres comme c'est le cas chez *Aipichthys*. Le 1er axonoste ne supporte qu'une seule épine, la formule de Smith & Bailey est donc : 0 — 0 — 1 — — —.

Toute la partie basale, non bifurquée, des lépidotriches, de même que la base des épines, est recouverte d'écailles cycloïdes.

b) La nageoire anale (fig. 54-56)

Elle débute à l'aplomb de la 2e vertèbre abdominale et se termine, comme la nageoire dorsale, à la verticale de la 13e vertèbre postabdominale.

Elle est composée de 4 épines suivies de 13 ou 14 lépidotriches articulés et bifurqués. Ainsi que l'ont déjà signalé A. S. Woonward (1942) et C. Patterson (1964), les épines sont fortes et parfaitement lisses, comme celles de la nageoire dorsale. La 3e épine est plus longue que la dernière. Le premier lépidotriche dépasse légèrement l'extrémité distale de la dernière épine. La taille des suivants augmente jusqu'au 6e, avant de diminuer doucement jusqu'au dernier.

Les deux premières épines sont articulées à l'extrémité d'un fort complexe hémaxanal (*comp. hemax*) dont la hauteur correspond aux 5/6 environ de celle de la cavité abdominale mesurée à son niveau ; le complexe hémaxanal s'élargit à sa base mais sans former de véritable crochet antérieur. Il est suivi par 16 axonostes proximaux (*axo.prox*) dont la taille diminue régulièrement du premier au dernier. De même qu'à la nageoire dorsale, les plaques mésiales des axonostes proximaux ne sont pas imbriquées les unes dans les autres, et les écailles recouvrent la partie basale des épines et des lépidotriches.

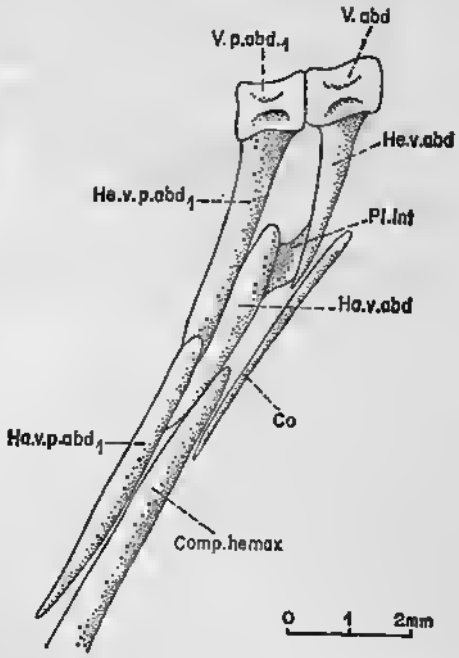


Fig. 55. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Complexe hémaxanal.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-61.

Source : MNHN, Paris

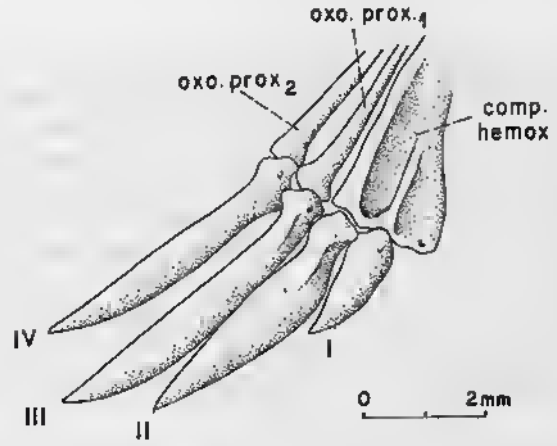


FIG. 56. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Épines de la nageoire anale.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-62.

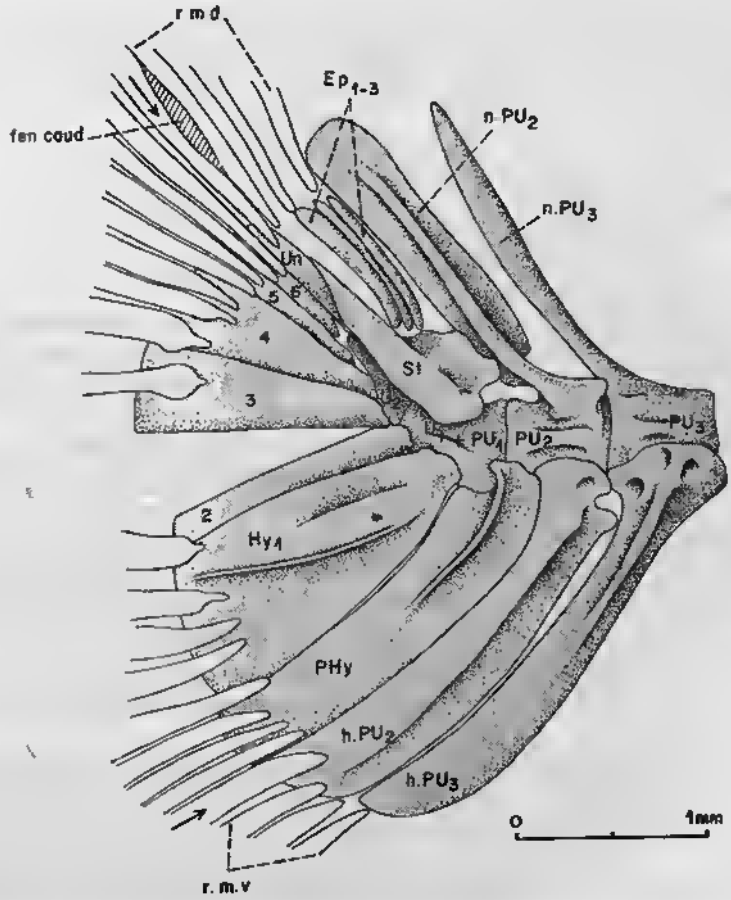


FIG. 57. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-85.

Source : MNHN, Paris

c) La nageoire caudale (fig. 54, 57)

Contrairement à ce que C. Patterson (1964 : 391) a décrit et figuré (fig. 81), la nageoire caudale n'est pas profondément écbancrée, mais présente au contraire une forme en palette. (Les lépidotriches les plus médians sont cependant peut-être légèrement plus courts que les latéraux).

La nageoire caudale se compose de 18 lépidotriches principaux dont 16 bifurqués, précédés dorsalement et ventralement par 3 rayons marginaux épineux. Les lépidotriches principaux non bifurqués sont aussi longs que les autres. On peut noter une légère hypurostégie des lépidotriches. Une fenêtre caudale (*fen.caud*) est observable entre le lépidotriche principal dorsal et le rayon marginal qui lui est accolé ; elle permettait l'insertion du muscle interradialis supérieur (R. Winterbottom, 1973 : 289).

C. Patterson, en 1968, a décrit (p. 66) et figuré (fig. 12) un squelette caudal de *Pycnosteroïdes levispinosus*. Par rapport à cette figure et à la description correspondante, certaines différences méritent d'être signalées, notamment :

— la largeur moindre de l'hypural 3 (*Hy 3*) qui laisse un espace entre l'hypural 2 (*Hy 2*) et lui-même,

— le plus grand développement de l'hypural 1 (*Hy 1*), du parahypural (*PHy*) et des épines hémales des vertèbres préurales 2 et 3 (*h.PU2* et *h.PU3*), ne laissant aucun espace entre eux,

— enfin le plus grand développement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) à bourrelet central et expansions latérales.

On remarquera enfin le nombre réduit de rayons marginaux, ce qui permet de comprendre la position reculée du premier rayon marginal dorsal qui est situé au-dessus du premier épural (*Ep1*), tandis que le premier rayon marginal ventral s'articule avec le bord postérieur de l'hémapophyse de la vertèbre préurale 3 (*h.PU3*).

C. — *Le squelette appendiculaire* (fig. 58).

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales

Le supratemporal (*Stp*) est un os triangulaire à angles arrondis, très allongé, dont le bord antérieur est légérement concave. A sa surface court un tube très fin assurant le passage du canal sensoriel, lequel s'ouvre par deux pores : l'un antérieur correspond à l'entrée du canal en provenance du ptérotique, l'autre postérieur assure la sortie du canal en direction du posttemporal.

Le posttemporal (*Pt*), bien développé, est nettement bifide. La branche supérieure, deux fois plus longue que la branche inférieure, s'appuie sur un bourrelet des épiotiques. La branche inférieure vient se placer sur l'intercalaire, non visible sur notre matériel. Dans l'angle formé par les deux branches, à la surface d'une fine plaque osseuse, est observable un tube court s'ouvrant par un pore en direction du supratemporal (*fo.c.s.Pt*). Le supracleithrum (*SCl*) amygdaloïde, est effilé vers le bas. Le pore de sortie du canal sensoriel est observable à la partie supérieure de l'os, élargie à ce niveau. Le supracleithrum prend place dans une gouttière large et peu profonde du cleithrum (*Cl*). Celui-ci est puissant et trapu. Ses deux plaques supérieure et inférieure ont un développement sensiblement comparable. Un bourrelet étroit, bien marqué descend de la plaque supérieure et se divise en 3 rides distinctes grossièrement rayonnantes.

Seule visible, la partie ventrale du postcleithrum (*PCl.v*) est une forte baguette légèrement concave vers l'arrière. Son extrémité distale atteint le processus postérieur de l'os pelvien (*pr.p.pelv.*).

En vue latérale externe, la scapula (*Sca*) ne dépasse que de très peu le bord postérieur externe du cleithrum. Elle permet l'articulation directe sur son bourrelet supérieur, du premier lépidotriche de la nageoire pectorale, et l'insertion des 4 radiaux (*Ra*) pour l'articulation du reste de la nageoire pectorale.

Le coracoïde (*Cor*) semble formé d'une plaque unique accolée sur toute sa hauteur contre le cleithrum. Un bourrelet continu suit le bord postérieur du « processus antérieur » (« pr.a.Cor ») qui fait

Source : MNHN, Paris

donc partie intégrante du corps de l'os. L'extrémité postéro-ventrale du coracoïde atteint presque la pointe du cleithrum. Un processus postérieur (*pr.p.Cor*), bien développé, reste distant du 4e radial. En position normale, le coracoïde occupe une position pratiquement horizontale.

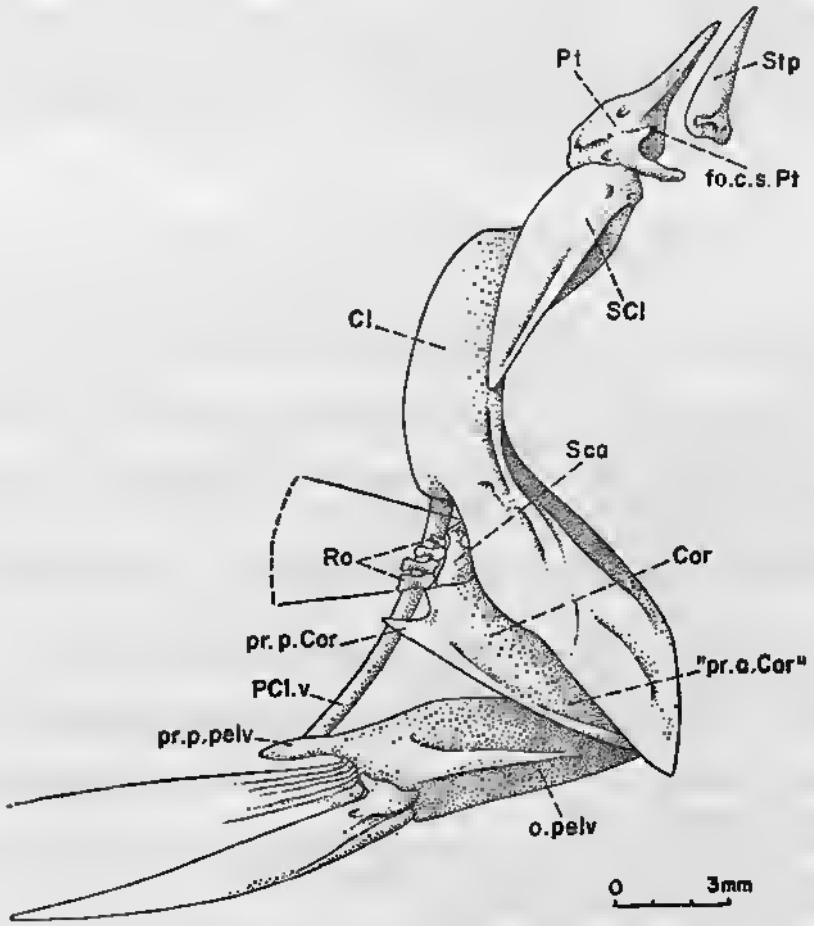


Fig. 58. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : Ceintures scapulaire et pelvienne. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-85.

Les nageoires pectorales sont composées de 11 lépidotriches dont le premier seul n'est pas bifurqué. Les extrémités postérieures des lépidotriches atteignent le complexe hémaxanal. Les nageoires sont insérées à un peu plus du 1/3 de la hauteur de la cavité abdominale mesurée à ce niveau.

b) Ceinture et nageoires pelviennes (fig. 58)

Contrairement aux observations faites par C. Patterson (1964), les os pelviens sont attachés à la ceinture scapulaire exactement au point de fixation du coracoïde (et non franchement plus bas), c'est-à-dire pratiquement à la pointe inférieure du cleithrum. Les os pelviens sont caractérisés par leur largeur importante, rappelant en cela ceux d'*Aipichthys*, et par leur processus postérieur (*pr.p.pelv*) très développé (de longueur égale au 1/4 de la longueur de l'os).

Les nageoires pelviennes sont composées d'une très forte épine et de 6 lépidotriches. La longueur de l'épine peut varier, son extrémité distale pouvant atteindre soit seulement la base de la première épine anale, soit l'extrémité distale de la seconde épine. La longueur des lépidotriches est comparable à celle de l'épine.

Source : MNHN, Paris

4) Les écailles

Elles sont cycloïdes sur la majeure partie du corps, la joue et l'angle antéro-supérieur de l'opercule. Elles sont toutefois cténoïdes dans la région ventrale, en avant de la nageoire anale. On y distingue parfois, doublant le bord postérieur dentelé de l'écaille, une seconde ligne constituée de petites épines identiques. Il ne semble pas exister d'écussons ventraux. Les écailles recouvrent largement la base des nageoires impaires jusqu'à l'extrémité distale des articles basaux des lépidotriches, rappelant en cela la disposition connue chez les Polymixiidae et les Holocentridae.

III. — Historique et affinités du genre *Pycnosteroides*

Bien que l'espèce unique de *P. levispinosus* ait été découverte par O. P. Hay en 1903, c'est A. S. Woodward qui, en 1942, créa le genre *Pycnosteroides* qu'il attribua sans plus de précision aux Béryciformes (p. 444).

A. S. Romer (1945 : 585), puis L. Bertin & C. Arambourg (1958 : 2379) placèrent ensuite *Pycnosteroides* dans la famille des Polymixiidae.

C. Patterson en 1964 (p. 389) créa pour ce genre la nouvelle famille des Pycnosteroididae qu'il plaça, parmi les Béryciformes, dans le sous-ordre des Dinopterygoidei, au sein duquel il regroupait *Dinopteryx*, *Aipichthys* et *Pharmacichthys*.

En fait, *Pycnosteroides* diffère fortement de *Pharmacichthys* par les caractères spécialisés suivants :

1) un complexe épineux très important aux nageoires dorsale et anale,
2) une épine pelvienne très développée,
3) des nageoires pelviennes en position thoracique (avec contact important entre les os pelviens et les coracoïdes),
4) une nageoire caudale en palette comprenant 18 rayons principaux précédés dorsalement et ventralement par 3 rayons épineux,
5) un squelette caudal axial caractérisé par une épine neurale de la vertèbre préurale 2 longue, l'absence d'urodermal et le fort développement de l'hypural 1,
6) le développement d'un méplat suboculaire,
7) la fermeture de la gouttière du ptérotique,
8) le développement de la crête supraoccipitale en arrière du crâne,
9) le développement d'un fort complexe hémaxanal,
10) le développement d'un processus ascendant du lacrymal,
11) la formation de processus ascendant, articulaire et postmaxillaire bien développés au prémaxillaire.

Pharmacichthys, par contre, est plus spécialisé que *Pycnosteroides* par les caractères suivants :

1) développement vers l'avant de la partie préorbitale,
2) courbure du parasphénoïde,
3) développement d'un processus du palato-carré,
4) développement du coracoïde,
5) développement en pointe de la partie supérieure du cleithrum,
6) tendance à la pédonculisation de la crête supraoccipitale,
7) développement de crochets antérieurs au premier rayon des nageoires dorsale, anale et pelviennes,
8) diminution du nombre de rayons des nageoires pelviennes.

Plus proche d'*Aipichthys* que de *Pharmacichthys*, *Pycnosteroides* en diffère cependant par :

Source : MNHN, Paris

1) l'apparition d'une forte épine pelvienne,
2) le développement de la crête supraoccipitale en arrière du crâne,
3) la nageoire caudale en palette à 18 rayons principaux,
4) la possession de 6 lépidotriches pelviens, contre 5 seulement chez *Aipichthys*.

Par contre, nous verrons lors des conclusions générales (M. Gayet, sous presse) que *Pycnosteroides* peut être rapproché des Holocentridae par certains caractères tels que la diminution de la taille des dernières épines dorsales, la position de ces épines par rapport au plan sagittal, etc.

Famille des HOLOCENTRIDAE J. Richardson, 1846

Diagnose émendée : cf. C. Patterson, 1964 : 341, sauf :

— Cavités mucipares très petites ou absentes. Crête supraoccipitale bien développée en aiguillon ou avec développement antérieur. Présence possible d'une crête transverse en avant de la crête supraoccipitale. Orbitosphénoïde présent. Pariétaux et ptérotiques pouvant ou non entrer en contact. Dents mandibulaires confinées au bord oral du dentaire. Pore postérieur du canal mandibulaire petit. Nageoire dorsale composée de 7 à 11 épines situées dans deux plans et séparées ou non de la partie molle de la nageoire. Nageoire anale à 4 ou 5 épines, la pénultième étant généralement plus développée. 23 à 26 vertèbres. Portion distale du processus postérieur des os pelviens pouvant être développée en une plaque distincte. Nageoires pelviennes comprenant 1 épine et 6 ou 7 rayons. Squelette caudal axial pouvant présenter un élargissement des épines neurales des vertèbres préurales 4 et 5.

A la suite de divers travaux (G. M. Conran, 1941 ; G. J. Nelson, 1955 ; D. H. Dunkle & S. J. Olsen, 1959 ; L. P. Woods & P. M. Sonona, 1973), les Holocentridae fossiles et actuels ont fait l'objet d'une séparation en deux sous-familles : les Holocentrinae et les Myripristinae. En 1967, C. Patterson (p. 96), rappela les différents caractères qui séparent ces deux sous-familles et proposa la création d'une nouvelle sous-famille réservée aux formes crétacées (p. 97), dont la diagnose ci-dessous a été légèrement modifiée.

Sous-famille des CAPROBERYCINAE C. Patterson, 1967

Diagnose émendée : Holocentridae dont la nageoire dorsale, unique, se compose de 7 à 9 épines. Nageoire anale à 4 ou 5 épines, pénultième épine quelquefois élargie. Nasaux simples en tube. Antorbital présent. Pas de crête transversale du supraoccipital. Pas d'élargissement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 5. Une ou deux écailles à l'angle antéro-dorsal de l'opercule. Cératobyal distal haut et perforé. Pas d'épine préoperculaire.

Genre STICHOCENTRUS C. Patterson, 1967

I. — *Analyse taxonomique*

1967 — *STICHOCENTRUS* : C. Patterson, p. 88, fig. 7 à 9, Pl. III.

Diagnose émendée : Caproberycinae dont les os de la tête sont fortement ornés de rides et tubercules. Frontaux recouvrant le contact pariéto-ptérotique. Crête supraoccipitale à bourrelet antérieur. Premier infraorbital se glissant sous le second infraorbital, lequel garde cependant un bord libre. Méplat suboculaire présent le long des infraorbitaux 2 à 5, particulièrement développé sur le 3e. Maxillaire s'étendant vers le bas en arrière du prémaxillaire. 26 vertèbres (11 + 15). Nageoire dorsale précédée

Source : MNHN, Paris

de 2 prédorsaux et constituée de 9 épines suivies de 10 ou 11 rayons. Nageoire anale à 5 épines, pénultième épine élargie. Épipleuraux présents sur les derniéres vertèbres abdominales.

Espéce-type : *Stichocentrus liratus* Patterson, du Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

STICHOCENTRUS liratus Patterson, 1967

Pl. XIV, fig. 1, 3 ; Pl. XV, fig. 1-2.

1967 — *Stichocentrus liratus* : C. Patterson, p. 88, fig. 7-9, Pl. III.

Diagnose : *Stichocentrus* caractérisé par un 3e infraorbital à bord libre échancré. Sousopercule à bord postérieur rectiligne et à surface entiérement ornée. Processus ascendant du prémaxillaire dont la longueur est égale au 1/4 de celle du processus alvéolaire. Écailles cténoïdes à surface lisse.

Holotype : Spécimen nº P. 47835 conservé au Britisb Museum of Natural History (Londres).

Matériel : Muséum national d'Histoire naturelle à Paris :

Nº 1961-29-127 a (préparé à l'acide) et b (Coll. C. Arambourg)
Nº HDJ-73-86, 87, 88, 89 et 90 (Coll. M. Gaudant), tous préparés à l'acide.

American University of Beirut (Liban) :
Nº AUB 106809 et AUB 108923.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Formules :

C.V = 11 + 15 (4) :
D = IX + 10-11 / (18-19) :
A = V + 9 / (12) :
Pect = 10
Pelv = I + 7
Caud = (IV + 1) + I + 9 — 8 + I + (I + IV)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 1 — — —

Mensurations : (en mm)

	L. T.	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A	L. é. D	L. é. A
P. 47835 (holotype)	76	64	32	30	(24,5)	29	54	(+12,5)	(+13,5)
HDJ-73-88	68	52	25	28	—	24	40	14	12
HDJ-73-90	65	51	27	22	—	22	40	12	—
1961-29-127	—	76	34	37	27	31	54	16	14

STICHOCENTRUS elegans M. Gaudant 1969

Pl. XIV, fig. 2 ; Pl. XVI, fig. 2.

1967 — *Stichocentrus liratus* : C. Patterson (*pro parte*), p. 89.
1969 — *Stichocentrus elegans* : M. Gaudant, p. 276-277, fig. 4.

Diagnose émendée : *Stichocentrus* caractérisé par un 3e infraorbital à bord libre échancré. Pariétaux peu développés vers l'arriére. Longueur du processus ascendant du prémaxillaire égale au 1/3

Source : MNHN, Paris

de celle du processus alvéolaire. Prédominance d'une épine préoperculaire. Sousopercule à bord postérieur déprimé, peu ornementé. Longueur des lépidotriches des nageoires impaires inférieure à celle des plus grandes épines. Écailles à surface lisse.

Holotype : Individu 1961-12-244 conservé au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (Collection C. Arambourg) et provenant du Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Matériel : En plus de l'holotype, sont conservés :

Au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (Collection M. Gaudant) les numéros HDJ-73-91, 92, 102 et 103,

A l'American University of Beirut (Liban) les N° AUB 105736, AUB 105987 et AUB 108929.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Formules :

C.V = 11 + 15 (4)
D = IX + 10-11 / (18-19)
A = V + 8-9 / (12-13)
Pect = 10
Pelv = 1 + 7
Caud = (11 + 2) + 1 + 9 — 8 + 1 + (3 + 1!)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 1 — — —

Mensurations : (en mm)

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A	L. é. D	L. é. A
1939-12-244 (holotype)	58	48	20	22	15	21	36	12	10,5
HDJ-73-91	63	54	25	27	—	24	40	11	11
HDJ-73-92	—	—	22	23	18	20	40	—	10
HDJ-73-102	65	54	19	24	19	23	40	12	12

STICHOCENTRUS spinulosus nov. sp.

Pl. XVI, fig. 1-3, 4

1967 — *Stichocentrus liratus* : C. Patterson (*in parte*)

Diagnose : *Stichocentrus* caractérisé par une ornementation très épineuse de tous les os de la tête. Infraorbital 3 simple (dépourvu d'échancrure sur son bord libre). Sousopercule à bord postérieur sinueux et à surface partiellement lisse. Lépidotriches de la nageoire anale très longs. Écailles entièrement recouvertes de petites épines.

Holotype : Individu n° HDJ-73-101, conservé au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (Collection M. Gaudant), inclus dans la résine et préparé à l'acide.

Matériel : Muséum national d'Histoire naturelle à Paris :

N° 1961-29-38 a et b (Collection C. Arambourg) ;

N° HDJ-73-95, 98, 99, 100, 108 et HDJ-74-9 (Collection M. Gaudant), tous inclus dans la résine et préparés à l'acide.

Source : MNHN, Paris

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Formules : Identiques à celles de *S. liratus*.

Mensurations : (en mm)

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A	L. é. D	L. é. A
HDJ-73-101 (holotype)	53	44	22	19	20	20	30	8	8
HDJ-73-100	—	44	21	19	17	20	30	10,5	—
HDJ-73-108	—	—	13	16	12	14,5	27	6,5	7
HDJ-74-9	(41)	(35)	18	16	15	15	29	7,5	8

11. — *Description anatomique de* S. liratus *C. Patterson.*

Pl. XIV, fig. 1 et 3 ; Pl. XV, fig. 1-2.

En 1967, C. Patterson, créant le genre *Stichocentrus*, décrivait (p. 88) l'anatomie de l'espèce *S. liratus*. La découverte de l'espèce *S. elegans* M. Gaudant (1969 : 277), la reconnaissance, dans le présent mémoire (p. 000), d'une troisième espèce de *Stichocentrus* et la découverte d'un nouveau matériel de *S. liratus* permettent d'apporter quelques modifications à la description anatomique donnée par C. Patterson. Dans l'étude qui suit, ne seront signalées que les différences existant entre la description de C. Patterson et mes observations personnelles.

1) Forme générale du corps

Stichocentrus liratus est un poisson de taille moyenne puisque sa longueur totale peut dépasser 90 mm (mesurée sur l'individu M.N.H.N.P. HDJ-73-87). La hauteur maximale du tronc représente environ 45 % de la longueur standard. La nageoire dorsale s'insère à la verticale des nageoires pelviennes tandis que la nageoire anale débute à la fin de la partie épineuse de la nageoire dorsale.

2) Description de la tête (fig. 59-62)

A. — *Le neurocrâne* (fig. 59-61).

Dans sa description, C. Patterson (1967 : 89) signalait comme possible l'existence d'un contact entre le pariétal et le ptérotique au niveau du mur de la fosse posttemporale (*f.pt*) [1] ; ce contact a pu être effectivement observé, ce qui rapproche *Stichocentrus* des autres genres décrits précédemment.

Par contre, il est nécessaire de modifier la description de la série infraorbitaire :

1) L'antorbital (*Ant*) est présent sous forme d'un petit os allongé qui n'atteint pas les frontaux (fig. 59 et 61).

2) C. Patterson signale (p. 92) que le lacrymal est plus élevé que les infraorbitaux suivants, mais qu'il ne s'étend pas en-dessous du premier infraorbital (= *Iorb2*) comme c'est le cas chez *Pattersonoberyx* (= *Caproberyx*) [2]. Or, tous les spécimens de *Stichocentrus* observés présentent un lacrymal

1. « It is possible that the parietal met the pterotic in the wall of the post-temporal fossa (*pt.f*), but the area where the two bones would have made contact is covered by a posterior extension of the frontal. »

2. « The lacrymal is deeper than the infraorbitals but does not extend back below the first infraorbital as it does in *Caproberyx* (Text.-fig. 10) ».

Source : MNHN, Paris

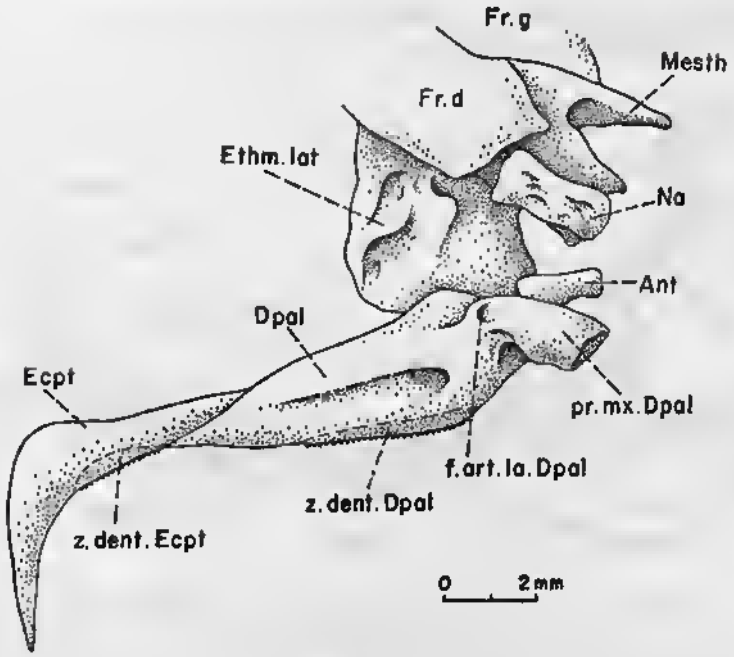


Fig. 59. — *Stichocentrus liratus* Patterson : Partie antéro-supérieure du museau. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-127.

(*Iorb1*) qui se glisse de manière plus ou moins accentuée sous le second infraorbital (*Iorb2*). C'est ainsi que sur l'individu HDJ-73-88 (fig. 60), le lacrymal atteint l'extrémité postérieure du second infraorbital, comme c'est le cas chez *Pattersonoberyx pharsus* (C. Patterson, 1967 : 10). Sur le spécimen HDJ-73-87 (fig. 61), le lacrymal ne dépasse pas le milieu du second infraorbital qui, de ce fait, garde un bord libre. Par ailleurs, le 3e infraorbital (*Iorb3*) (fig. 61) paraît toujours échancré (comme celui représenté par C. Patterson chez *Pattersonoberyx* (= *Caproberyx*) *pharsus* (Ibid., fig. 10).

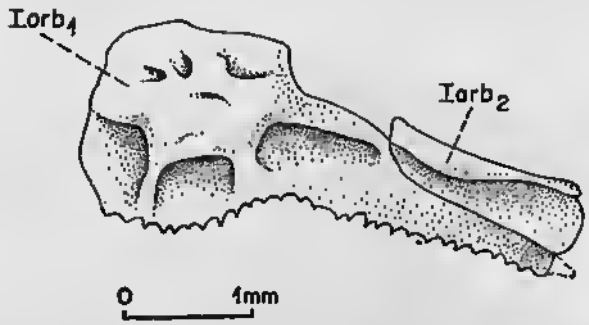


Fig. 60. — *Stichocentrus liratus* Patterson : Infraorbitaux 1 et 2. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-88.

Un méplat suboculaire (*sos*) est développé sur les infraorbitaux 2 à 5. C. Patterson signale l'absence de ce méplat sur l'infraorbital situé en arrière du lacrymal, bien que, selon lui, le méplat suboculaire de l'infraorbital suivant s'étende en avant sur une certaine longueur, le long de la face mésiale de l'infraorbital précédent [1]. En fait, l'individu HDJ-73-88 (fig. 61) montre nettement que le

1. « ... but not apparently on the first, although the shelf on the second infraorbital extends forwards some way along the medial face of the first. »

Source : MNHN, Paris

second infraorbital possède un méplat suboculaire qui lui est propre. On notera enfin que le méplat suboculaire du 3e infraorbital est très développé.

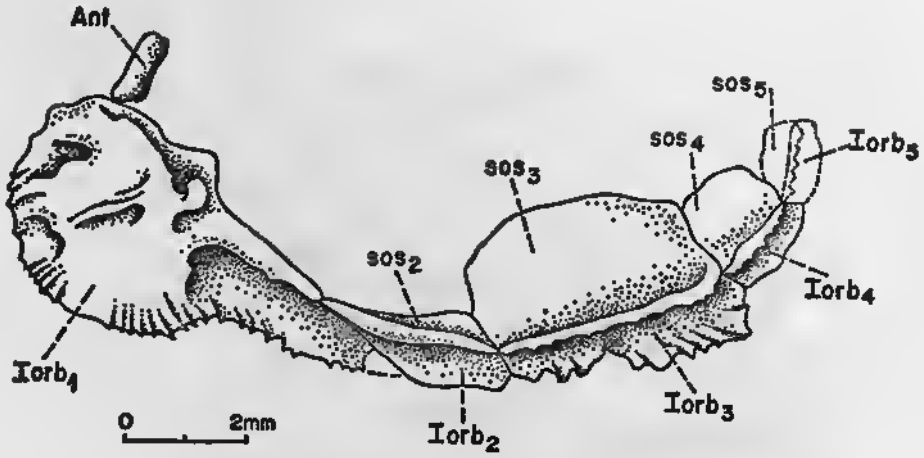


Fig. 61. — *Stichocentrus liratus* Patterson : Série infraorbitaire.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-87.

B. — *Le splanchnocrâne* (fig. 62).

Il y a contradiction entre la description du préopercule donnée par C. Patterson (p. 92) et la diagnose correspondante de *Stichocentrus liratus*. En effet, l'auteur signale que le bord postérieur du préopercule porte des rides se terminant par des serrations qui grandissent au niveau de l'angle postéro-ventral où l'une d'elles est développée en une petite épine [1] (ce qui correspond à la figure 8). Par contre, la diagnose de *S. liratus* indique l'absence d'épine sur le préopercule [2]. En fait, il semble que l'on puisse noter parfois une tendance de l'angle postéro-ventral du préopercule à devenir légèrement saillant par suite de l'accroissement irrégulier de plusieurs épines, sans cependant qu'il y ait jamais prédominance de l'une par rapport aux autres (fig. 62).

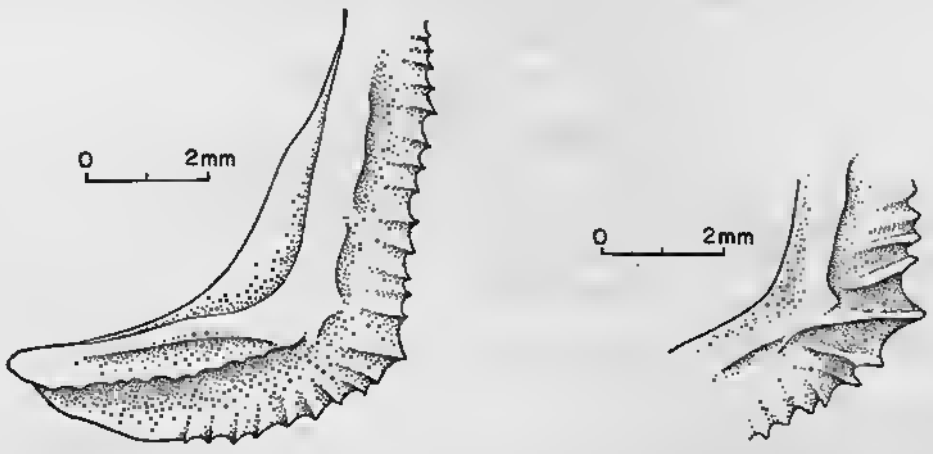


Fig. 62. — *Stichocentrus liratus* Patterson : Préopercule.
D'après les individus MNHNP.HDJ-73-90 (A) et MNHNP.HDJ-73-89 (B).

1. « The posterior edge of the bone bears ridges ending in serrations which grow stronger towards the angle, where one is enlarged into a small spine. »
2. « No spine on the preopercular ».

Source : MNHN, Paris

Le rebord osseux recouvrant le canal sensoriel est lisse le long de la branche supérieure du préopercule, mais il présente des dentelures plus ou moins marquées non seulement à l'angle des deux branches mais aussi le long de la branche inférieure.

Sur l'opercule de *S. liratus*, on peut observer une excavation le long du bord postéro-supérieur de l'os. C. Patterson signale la présence de 3 petites écailles au niveau du processus opercularis ; sur tous nos individus, une seule écaille est visible dans cette région.

Le sousopercule (*Sop*) est bien orné de rides sur toute sa surface comme l'a représenté C. Patterson. Ces rides se terminent par de petites épines tout le long du bord postérieur de l'os.

3) Description du squelette post-crânien

A. — *La colonne vertébrale.*

La colonne vertébrale se compose de 26 vertèbres dont 11 abdominales sur lesquelles s'articulent 10 paires de côtes. 4 processus transverses longs sont présents sur les 4 derniers centra (et non 3 comme le signale C. Patterson 1967, p. 93). De même, des épipleuraux sont visibles au moins sur les 4 derniers centra.

B. — *Les nageoires impaires.*

a) La nageoire dorsale

Elle comprend 9 épines suivies de 10 ou 11 rayons articulés et bifurqués. Sur plusieurs individus (HDJ-73-87 et 90), elle semble précédée par une sorte d'écusson. La longueur de la plus grande épine correspond à la distance séparant sa base de la colonne vertébrale. En accord avec cette mesure, C. Patterson signale cependant que l'individu AUB 105987, plus petit, présente une épine dorsale plus longue, puisqu'elle est égale à la moitié de la hauteur maximale du tronc (p. 94) ; l'observation de ce spécimen a permis de montrer qu'il s'agit en fait d'un représentant de l'espèce *S. elegans*.

Les lépidotriches sont nettement plus longs que sur la reconstitution réalisée par C. Patterson (1967 : fig. 9). Les premiers lépidotriches dépassent nettement la dernière épine et l'extrémité distale du dernier rayon atteint le niveau des premiers rayons marginaux dorsaux de la nageoire caudale.

b) La nageoire anale

Elle est constituée de 5 épines suivies de 8 ou 9 rayons articulés et bifurqués. Sur l'individu HDJ-73-86, la pénultième épine est non seulement plus large mais également plus longue que la dernière. Les premiers lépidotriches articulés dépassent la 5^{e} épine d'un tiers environ de sa propre longueur. L'extrémité distale du dernier rayon atteint, comme à la nageoire dorsale, les premiers rayons marginaux de la nageoire caudale.

c) La nageoire caudale

Elle a été décrite par C. Patterson en 1968 (p. 77 et fig. 22). Il faut ajouter cependant à cette description, l'existence d'une fenêtre caudale entre les bases du dernier rayon marginal et du lépidotriche principal non bifurqué du lobe dorsal.

C. — *Le squelette appendiculaire.*

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales

On se reportera à la description de C. Patterson (1967 : 93), à laquelle on peut ajouter la précision suivante : le cleithrum est non seulement orné de quelques rides sinueuses, mais porte en outre parfois de petites épines très visibles sur le bord postéro-inférieur de sa branche supérieure.

Source : MNHN, Paris

b) Ceinture et nageoires pelviennes

Les nageoires pelviennes sont composées d'une épine et de 7 lépidotriches. Ceux-ci sont cependant plus longs que sur la représentation donnée par C. Patterson, puisque leur extrémité distale atteint pratiquement le complexe hémaxanal.

4) Les écailles

Nettement cténoïdes, elles présentent une surface externe pratiquement lisse. C. Patterson signale (1967 : p. 95) que chaque écaille est ornée de faibles rides tuberculées se poursuivant en arrière des ctenii sur le bord postérieur. Ces rides sont effectivement très faibles et n'apparaissent généralement pas. Nous n'avons pas pu observer, par contre, de tubercules.

Entre les nageoires pelviennes et anale, existe une série médiane d'écailles qui — contrairement à ce qu'estime C. Patterson — sont nettement épaissies.

III. — *Description anatomique de* S. elegans *M. Gaudant*
Pl. XIV, fig. 2 ; Pl. XVI, fig. 2

1) Description de la tête

Très proche, par son anatomie, de l'espèce *S. liratus*, *S. elegans* en diffère cependant par plusieurs points :

L'ensemble de la tête (fig. 63) montre des proportions différentes de celles de *S. liratus*. Elle est en effet plus allongée (l'orbite est ovale avec un grand axe longitudinal), ce caractère est accentué par la crête supraoccipitale (*Socc*) dont le bourrelet antérieur se trouve dans le prolongement des fron-

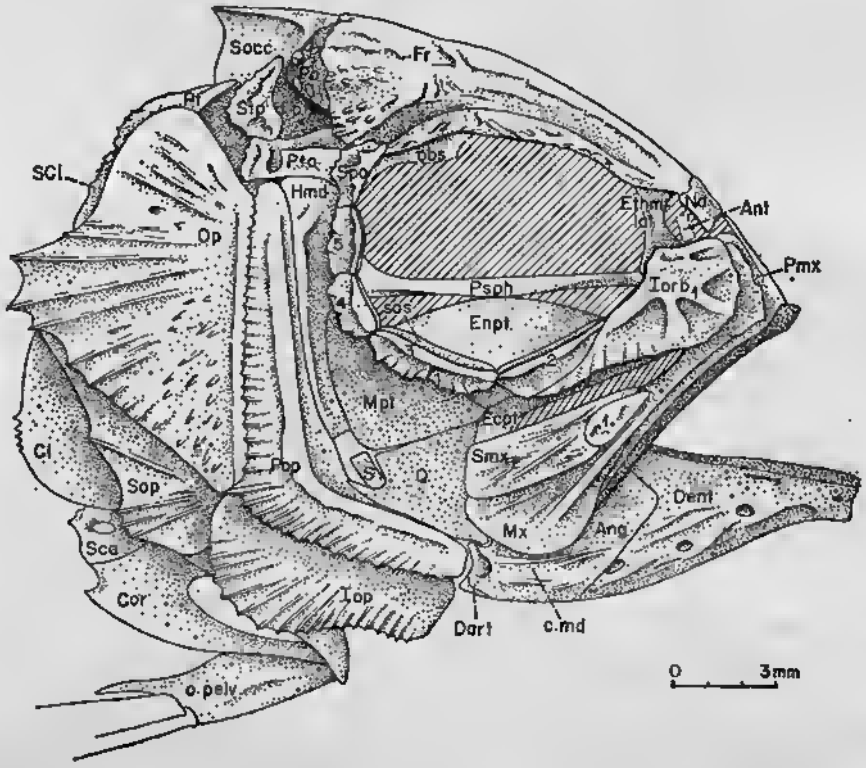


Fig. 63. — *Stichocentrus elegans* Gaudant : Vue générale de la tête.

Source : MNHN, Paris

taux. Ceux-ci sont moins développés vers l'arrière puisque leur bord postérieur ne dépasse pas la partie antérieure des ptérotiques (*Pto*), alors que chez *S. liratus* leur limite est située à mi-longueur des ptérotiques (Pl. XV, fig. 1 et 2) (C. Patterson a même représenté, en 1967, fig. 8, un *S. liratus* dont la limite postérieure est située à l'extrémité des ptérotiques).

a) La série infraorbitaire (fig. 64)

Le premier infraorbital, ou lacrymal, (*Iorb1*) est très long et se termine en pointe sous la partie postérieure du second infraorbital, ne laissant à ce dernier qu'un bord libre dentelé très réduit.

Le rebord du canal infraorbitaire des 4e et 5e infraorbitaux est nettement moins dentelé que chez *S. liratus*.

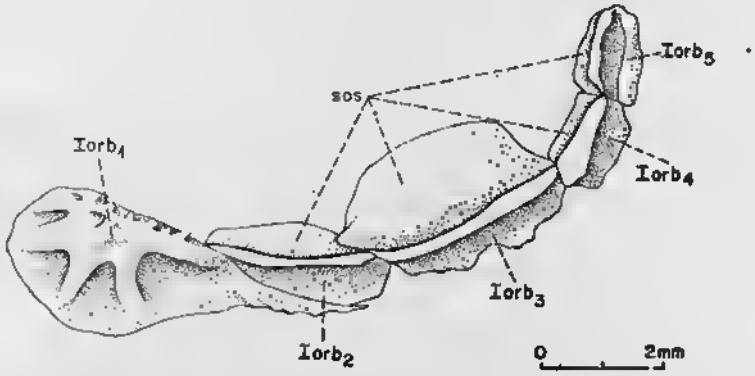


Fig. 64. — *Stichocentrus elegans* Gaudant : Série infraorbitaire.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-92.

Le méplat suboculaire existe sur tous les infraorbitaux à l'exception du premier. Comme chez *S. liratus*, il est très grand sur le 3e infraorbital. Néanmoins, à la différence de cette espèce, le méplat suboculaire du second infraorbital est plus développé.

b) La mâchoire supérieure (fig. 65)

Le processus ascendant du prémaxillaire de *S. elegans* paraît plus élancé que celui de *S. liratus*. Une différence plus marquée entre les deux espèces concerne le processus alvéolaire, dont la longueur atteint ici presque les 4/5 de la longueur totale de la mâchoire. La plaque postérieure du maxillaire est, de ce fait, nettement moins développée que chez *S. liratus*. Par ailleurs, le rebord antérieur du processus alvéolaire n'est pas projeté vers l'avant.

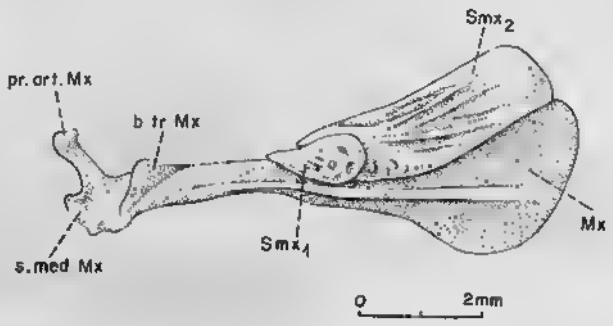


Fig. 65. — *Stichocentrus elegans* Gaudant : Mâchoire supérieure.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-92.

Source : MNHN, Paris

Le maxillaire (*Mx*) et les deux supramaxillaires sont ornés de rides rectilignes grossièrement parallèles. Le supramaxillaire antérieur (*SmxI*) présente à sa surface quelques rides courtes plus ou moins ondulées.

c) L'appareil operculaire (fig. 63)

Le préopercule (*Pop*), dont le bord postérieur est entièrement épineux, est caractérisé par la légère prédominance d'une épine sur l'angle postéro-ventral de l'os. Toutes les épines se prolongent à la surface du préopercule par une ride rectiligne bien marquée. Le rebord osseux qui recouvre la gouttière abritant le canal préoperculaire est à peine ondulé.

L'opercule (*Op*), semblable dans sa forme générale à celui de *S. liratus*, est cependant moins ornementé que chez cette espèce. Quelques longues rides rectilignes issues des épines postérieures, nettement séparées l'une de l'autre, convergent vers le processus opercularis. Dans la partie inférieure de l'os, les rides sont remplacées par des tubercules alignés. Il n'existe pas d'écaille sur l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

Le sousopercule (*Sop*) est ornementé par 3 rides groupées à sa partie inférieure et par une longue ride médiane, toutes sans tubercules et se terminant sur le bord postérieur par une épine. Toute la surface de l'os comprise entre ces rides est parfaitement lisse.

L'interopercule (*Iop*) n'est pas aussi déprimé que celui de *S. liratus*. Une légère dépression est cependant visible au niveau du 1/3 antérieur de l'os. La surface est ornée de rides rectilignes grossièrement perpendiculaires au bord externe de l'os où elles se terminent par autant de petites épines.

2) Description du squelette post-crânien (fig. 66)

S. elegans est plus allongé que *S. liratus*. Comme chez cette espèce, la nageoire dorsale débute à l'aplomb des pelviennes. La taille des épines croît très régulièrement de la première à la dernière. Contrairement à ce que l'on peut observer chez *S. liratus*, le premier lépidotriche n'est pas plus long que la dernière épine et la taille des suivants diminue rapidement.

Les épines de la nageoire anale sont plus longues que celles de *S. liratus* puisque la longueur de la plus grande est comparable à la hauteur du complexe hémaxanal. Comme ceux de la nageoire dorsale, les lépidotriches sont tous plus petits que la dernière épine et leur extrémité postérieure n'atteint pas la base des lépidotriches caudaux.

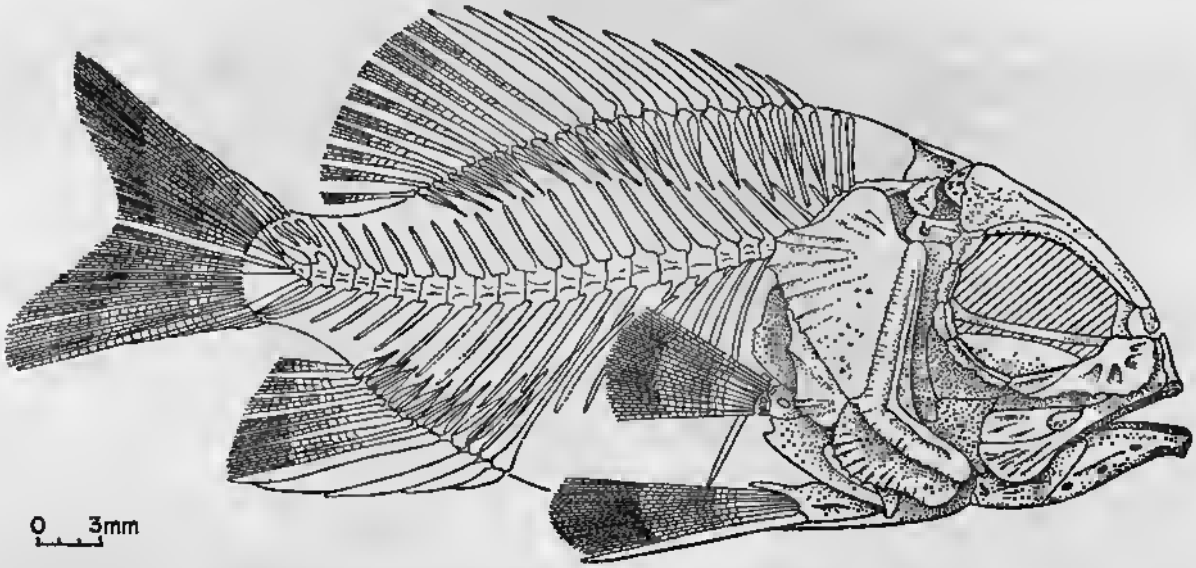


Fig. 66. — *Stichocentrus elegans* Gaudant : Reconstitution générale.

Source : MNHN, Paris

Comme chez *S. liratus*, le cleithrum présente parfois de petites épines le long du bord postérieur de sa branche supérieure.

Le postcleithrum ventral est très rejeté postérieurement et atteint la nageoire pelvienne nettement en arrière de l'insertion de la base des lépidotriches.

Les os pelviens sont caractérisés par un processus postérieur long et mince, beaucoup plus développé que celui de *S. liratus* tel que l'a représenté C. Patterson (1967 : fig. 9). L'épine pelvienne, longue, atteint la verticale passant par la 1ère vertèbre postabdominale.

IV. — *Description anatomique de* S. spinulosus *nov. sp.*

Pl. XVI, fig. 1-3, 4.

1) Forme générale du corps (fig. 67)

Deux types peuvent être reconnus au sein de cette espèce :

1) Des individus trapus chez lesquels la hauteur maximale du tronc représente environ 50 % de la longueur standard. La tête est alors aussi haute que longue.

2) Des individus allongés dont la hauteur maximale du tronc représente seulement 40 % environ de la longueur standard et dont la tête est plus longue que haute.

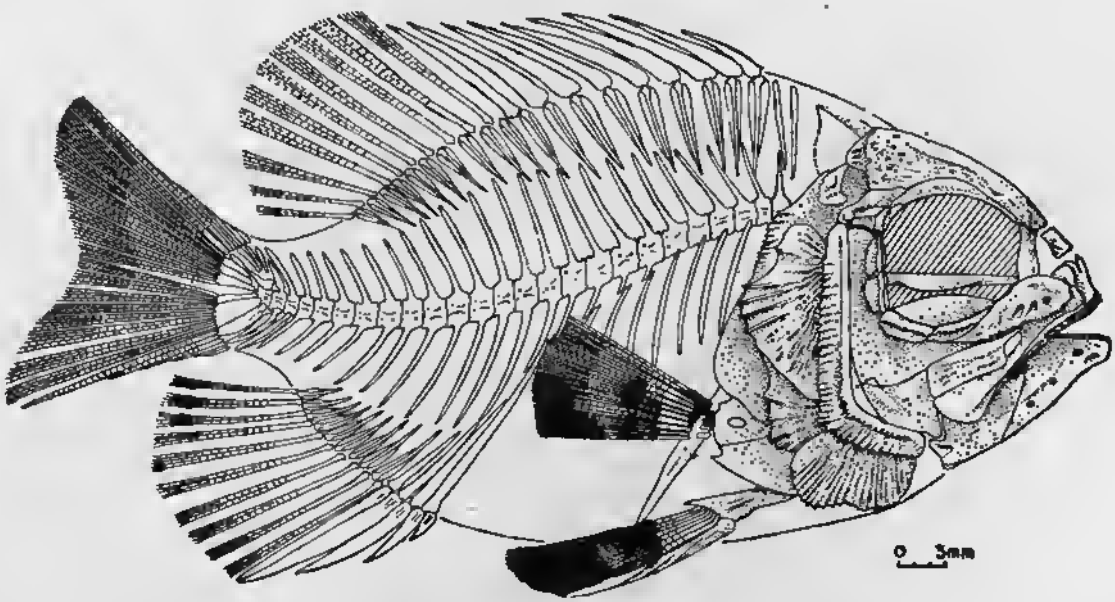


Fig. 67. — *Stichocentrus spinulosus* nov. sp. : Reconstitution générale.

2) Description du crâne (fig. 68)

Semblable, dans ses grandes lignes, à celui de *S. liratus* décrit par C. Patterson (1967 : 88), le crâne de *S. spinulosus* en diffère cependant par une ornementation beaucoup plus épineuse. C'est ainsi, en particulier, que les ptérotiques (*Pto*), dont le bord externe est lisse chez *S. liratus* et chez *S. elegans*, sont ici ornés de petites épines bien délimitées.

La série infraorbitaire se caractérise également par une serration plus accentuée, non seulement de son bord inférieur, mais aussi du rebord osseux recouvrant le canal infraorbitaire. Par ailleurs, le 3e infraorbital (*Iorb3*) n'est pas échancré sur son bord libre comme ceux de *S. liratus* (fig. 61) et de

Source : MNHN, Paris

S. elegans. Quant au lacrymal, il n'atteint pas le 3e infraorbital ; de ce fait, la partie postérieure du second infraorbital présente un bord libre dentelé.

La série operculaire comprend un préopercule (fig. 69) dont toute la longueur du bord postérieur porte de nombreuses épines. L'angle des deux branches est faiblement saillant par suite du développement d'une ou plusieurs épines. Le rebord du canal préoperculaire est lui aussi très épineux.

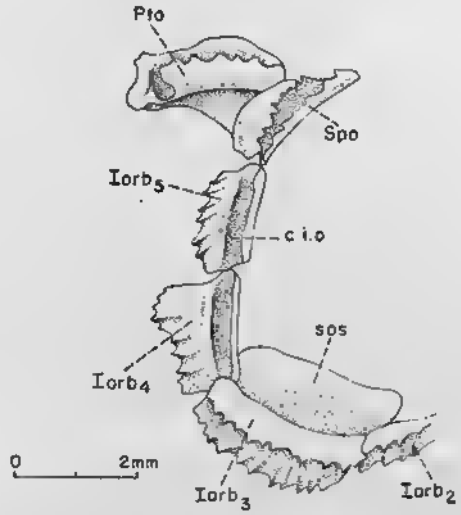


Fig. 68. — *Stichocentrus spinulosus* nov. sp. :
Partie postérieure de la série infraorbitaire, sphénotique et ptérotique.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-99.

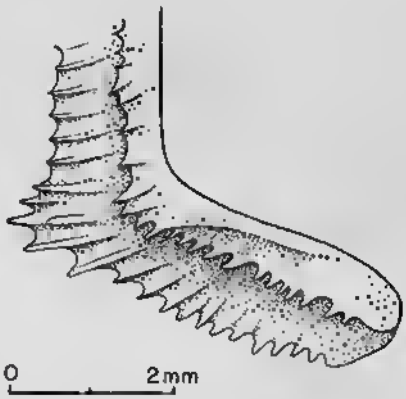


Fig. 69. — *Stichocentrus spinulosus* nov. sp. : Préopercule.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-99.

Le sousopercule ressemble à celui de *S. elegans* avec une ornementation de rides confinée à sa partie inférieure, à l'exception d'une ride continue, rectiligne, située à mi-hauteur de l'os. Il diffère par conséquent de celui de *S. liratus*.

Chez les formes hautes, l'opercule peut être deux fois plus haut que large.

Source : MNHN, Paris

3) Description du squelette post-crânien (fig. 67, 70)

La colonne vertébrale présente la même composition que celle des deux autres espèces de *Stichocentrus*. Elle comprend, en effet, 11 + 15 vertèbres. On remarque cependant la présence de 5 processus transverses sur les 5 derniers centra.

La composition des nageoires dorsale et anale ne varie pas chez les 3 espèces de *Stichocentrus*. Il semble cependant que le rapport entre la longueur de la plus grande épine dorsale et la hauteur maximale du tronc soit le même que chez *S. liratus*, et par conséquent supérieur à celui de *S. elegans*. La longueur des lépidotriches est plus importante que chez *S. liratus*, principalement en ce qui concerne la nageoire anale, puisque l'extrémité distale des rayons de cette nageoire dépasse nettement l'extrémité postérieure des hypuraux.

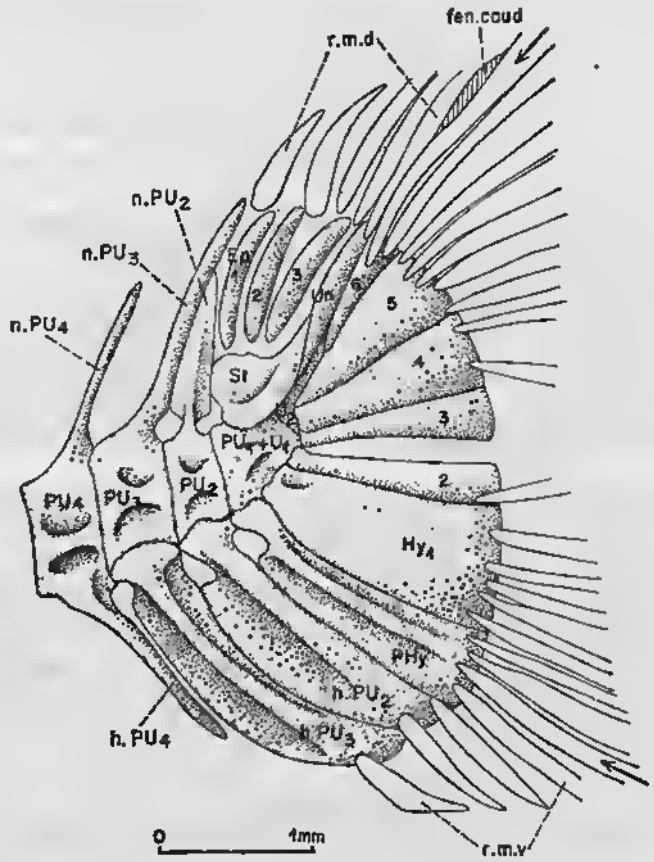


Fig. 70. — *Stichocentrus spinulosus* nov. sp. : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-99.

Si le squelette caudal de *S. spinulosus* est semblable dans ses grandes lignes à celui de *S. liratus*, tel que l'a figuré C. Patterson (1968, fig. 2), on peut néanmoins remarquer une différence importante concernant le développement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*). Nettement plus longue ici, elle se glisse entre le 1er épural (*Ep1*) et l'épine neurale de la vertèbre préurale 3 (*n.PU3*) dont elle atteint le 1/4 supérieur. (Chez *S. liratus*, le premier épural vient se placer au-dessus de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2). On ne remarque pas ici de tendance à la fusion entre le stégural (*St*) et les complexes terminaux (il faut cependant noter que chez *S. liratus*, cette fusion est contestée).

Source : MNHN, Paris

4) Les écailles

Les écailles sont cténoïdes mais, à la différence de celles de *S. liratus* et de *S. elegans*, elles sont entièrement recouvertes de petites épines, et ce, quelle que soit leur position sur le corps.

V. Relations inter-spécifiques du genre *STICHOCENTRUS*

Présentes dans le même gisement (Hadjula), les deux espèces de *Stichocentrus* (*S. liratus* et *S. elegans*) sont extrêmement proches l'une de l'autre. On peut cependant remarquer que *S. liratus* atteint une taille nettement supérieure (la plus grande longueur standard mesurée est en effet de 57 mm chez *S. elegans* contre 80 mm chez *S. liratus*).

On pourrait éventuellement supposer que *S. liratus* et *S. elegans* désignent en réalité des individus mâles et femelles d'une même espèce comme le suggèrent les différences observées, non seulement dans la longueur standard mais aussi dans les proportions du corps. En effet, le rapport de la hauteur du tronc sur la longueur standard paraît légèrement plus faible chez *S. elegans* où il varie de 0,35 à 0,45 environ, alors que chez *S. liratus* ces valeurs limites sont 0,43 et 0,53. Néanmoins, le nombre d'individus est insuffisant pour pouvoir faire une étude statistique qui, seule, permettrait d'étayer valablement cette hypothèse.

Les quelques différences anatomiques qui existent entre les deux formes :

1) des pariétaux plus développés vers l'arrière chez *S. liratus*,

2) une épine préoperculaire développée chez *S. elegans*,

3) des proportions différentes des os de la mâchoire supérieure, ne peuvent que difficilement correspondre à des stades différents de croissance, car deux d'entre elles nécessiteraient une régression osseuse (régression de l'épine préoperculaire et régression de la longueur du prémaxillaire par rapport au maxillaire) alors que *S. liratus* se caractérise par une épaisseur et une ornementation des os nettement plus importantes que chez *S. elegans*.

En conclusion, bien que les différences anatomiques entre les deux formes considérées soient faibles, il semble préférable de maintenir les deux espèces.

Une variabilité comparable du rapport de la hauteur du tronc sur la longueur standard, existe également au sein de l'espèce *S. spinulosus*. Toutefois, dans ce cas, aucune différence anatomique n'a été observée entre les deux formes : c'est pourquoi nous avons préféré regrouper ce matériel en une même espèce, l'insuffisance du nombre d'individus ne permettant pas une étude biométrique satisfaisante.

Sur le plan phylogénétique, on remarquera que *S. spinulosus* paraît plus spécialisée que *S. elegans* et *S. liratus* par les caractères suivants :

1) écailles recouvertes de petites épines,

2) ornementation plus accentuée de tous les os de la tête,

3) développement plus important de la longueur des lépidotriches de la nageoire dorsale et anale,

4) tendance au développement de cannelures sur les épines des nageoires (observées sur l'épine pelvienne),

5) squelette caudal axial caractérisé par l'allongement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 qui vient se glisser entre le premier épural et l'épine neurale de la vertèbre préurale 3.

AFFINITÉS DES HOLOCENTRIDAE

Les Holocentridae sont actuellement connus par :

1) Des formes du Cénomanien en provenance :

— du Liban : *Stichocentrus* (C. Patterson, 1967 et 1968; M. Gaunant, 1969 et présent mémoire),

Source : MNHN, Paris

— d'Angleterre : *Trachichthyoides* (A. S. Woonwarn, 1902 et C. Patterson, 1964),
— du Maroc : *Stichoberyx* (M. Gaunant, 1978c),

2) Des formes du Sénonien et du Turonien en provenance :
— du Liban : *Alloberyx*, *Ctenocephalichthys* et *Holocentropsis* (M. Gaudant, 1969 et mémoire en préparation),
— du Kansas : *Kansius* (L. Hussakof, 1929 et D. Barnack, 1976),
— de Yougoslavie : *Erugocentrus* et *Adriacentrus* (J. Ranovčič, 1975).

3) des formes tertiaires en provenance :
— de l'Éocène du Monte Bolca : *Eoholocentrum*, *Tenuicentrum* et *Berybolcensis* (L. Sorbini & R. Tirapelle, 1974 ; L. Sorbini, 1975 et 1977),
— du Miocène d'Oran : *Africentrum* = *Microcentrum* (Arambourg, 1927) (E. I. White & J. A. Moy-Thomas, 1941).
— du Miocène de l'Ile de Malte et du Piémont : *Myripristis* (F. Bassani, 1911 et 1915),

4) des genres actuels :
Holocentrum, *Flammeo*, *Adioryx*, *Myripristis*, *Osteichthys*, *Holotrachys*, *Plectrypops* et *Corniger* (étudiés par différents auteurs dont S. Zebren, 1979).

Les Holocentridae actuels peuvent être définis par les caractères suivants :

1) élargissement des épines neurales des vertèbres préurales 4 et 5,
2) développement d'une crête transverse du supraoccipital,
3) présence d'une pénultième épine anale très développée,
4) présence d'écailles le long du bord antérieur de l'opercule et sur toute la hauteur de cet os,
5) disparition du 6e hypural,
6) tendance à la formation d'un complexe caudal unique (*PU1* + *U1* + *U2*),
7) séparation en deux parties de la nageoire dorsale (partie antérieure épineuse, partie postérieure molle),
8) cératohyal distal bas dont la fenêtre pour l'artère hyoïdienne est très réduite ou absente,
9) réduction à 2 du nombre de prédorsaux.

Si l'on considère les formes tertiaires suffisamment connues pour pouvoir être utilisées valablement, on constate qu'elles sont très semblables aux formes actuelles. Parmi ces genres, *Eoholocentrum* (L. Sorbini & R. Tirapelle, 1974) et *Berybolcencis* (L. Sorbini, 1977) ont en commun avec les formes actuelles les caractères 3, 5, 7 et 9. Néanmoins, l'interprétation donnée par ces auteurs concernant notamment la fusion du stégural avec le complexe uroterminal, et l'existence d'un complexe uropseudurostylaire libre chez *E. macrocephalum*, paraît erronée. En effet, l'individu P. 1925b (*Eoholocentrum macrocephalum*), conservé au British Museum (Nat. Hist), montre nettement que — comme chez les genres actuels — il y a fusion des deux complexes en un complexe unique, tandis que la limite entre le stégural et ce complexe est parfaitement visible. De même, on peut signaler l'élargissement très net de l'épine neurale de la vertèbre préurale 4 et, dans une moindre mesure, celui de l'épine neurale de la vertèbre préurale 5.

Par ailleurs, l'opercule d'*Eoholocentrum* ne porte pas — comme l'ont représenté L. Sorbini & R. Tirapelle (1974, fig. 2) — deux écailles seulement au niveau du processus articulaire, mais, comme chez les Holocentridae actuels, une série d'écailles alignées sur toute la hauteur de l'opercule, le long de son bourrelet antérieur.

En conséquence, les Holocentridae tertiaires ne diffèrent des Holocentridae actuels que par la présence chez ces derniers, d'une crête transverse du supraoccipital, par l'élargissement très important de l'épine neurale de la vertèbre préurale 5 et par le développement plus important de la pénultième épine anale. Encore est-il possible d'émettre un doute relatif au sujet du premier caractère, très difficile à observer chez des formes fossiles écrasées latéralement.

Si l'on compare les formes crétacées (placées par C. Patterson en 1967 dans la sous-famille

Source : MNHN, Paris

des Caproberycinae), on constate qu'elles ne possèdent pas certains caractères spécialisés cités ci-dessus. Ainsi :

1) seule l'épine neurale de la vertèbre préurale 4 des formes sénoniennes *Alloberyx* et *Ctenocepholichthys* est élargie,

2) la crête transverse du supraoccipital est absente,

3) l'élargissement de la pénultième épine anale est plus ou moins marqué (il n'existe pas chez *Stichoberyx*),

4) une ou deux écailles seulement sont présentes au niveau du processus articulaire de l'opercule,

5) le 6e bypural n'a pas disparu (à l'exception de *Stichocentrus*),

6) les deux complexes uroterminal et urospeudurostylaire sont indépendants (même chez *Stichocentrus*, contrairement à ce que signale C. Patterson en 1968),

7) les parties épineuses et molle de la nageoire dorsale sont contiguës. On peut simplement signaler chez certains genres (*Stichocentrus*) une tendance à la diminution de la longueur des dernières épines dorsales,

8) le cératohyal est élargi (*Alloberyx*) ou étroit (*Stichocentrus*), mais est toujours nettement perforé au niveau de la fenêtre pour l'artère hyoïdienne,

9) 3 prédorsaux sont présents, à l'exception de *Stichocentrus* qui n'en possède que deux.

Enfin, un caractère se retrouve chez toutes les formes crétacées (et uniquement chez elles). Il s'agit de la présence d'un premier infraorbital (ou lacrymal) qui, développé sous le second infraorbital, ne laisse à celui-ci qu'un bord inférieur libre très court, comme chez *Stichocentrus* (forme cénomanienne), ou l'enserre complètement comme chez toutes les autres formes crétacées plus tardives. Chez les représentants tertiaires et actuels des Holocentridae, la séparation entre ces deux os est légèrement oblique, et laisse ainsi au second infraorbital un bord inférieur libre sensiblement égal à son bord supérieur.

Famille des TRACHfCHTHYIDAE Bleeker 1859

Diagnose : cf. C. Patterson, 1964 : 304 sauf : Contact entre pariétaux et ptérotiques. Orbitosphénoïde parfois absent. Méplat suboculaire pouvant être développé le long des infraorbitaux 2, 3 et 4. Vomer denté ou non. Dents mandibulaires débordant largement sur la face externe de la mandibule au niveau de la symphyse. Opercule portant ou non des écailles. 23 à 28 vertèbres dont 9 à 12 abdominales. Écailles cténoïdes ou cycloïdes.

Il a paru nécessaire de créer au sein de cette famille deux sous-familles : les Lissoberycinae comprenant les formes cénomaniennes (*Lissoberyx*, *Libanoberyx* et *Stichopteryx*) qui seront étudiées ci-après, et les Tracbichthyinae comprenant des formes sénoniennes (*Acrogaster* et *Hoplopteryx* qui feront l'objet d'un prochain mémoire), tertiaires (du Monte-Bolca) et actuelles.

Sous-famille des TRACHICHTHYINAE nov.

Diagnose : Trachichtbyidae dont la crête supraoccipitale est en lame de couteau ou avec un léger renflement médian. Orbitosphénoïde présent. Vomer denté. Un seul ou deux supramaxillaires. Méplat suboculaire développé uniquement sur tout ou partie du 3e infraorbital. Premier infraorbital peu développé (voire pas du tout) en arrière du second. Troisième infraorbital double. Quatrième et cinquième infraorbitaux plats. Prémaxillaire aussi long que le maxillaire. Opercule sans écaille. 2 prédorsaux (à l'exception d'*Acrogaster*). 25 à 28 vertébres. Os pelviens attachés aux cleithra au-dessus des processus antérieurs des coracoïdes.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille des LISSOBERYCINAE nov.

Diagnose : Trachichthyidae caractérisés par une crête supraoccipitale en aiguillon pouvant présenter un léger développement en avant d'un fort bourrelet antérieur. Contact pariétal-ptérotique situé au-dessus de la fosse posttemporale. Orbitosphénoïde absent. Vomer non denté. Deux supramaxillaires. Méplat suboculaire pouvant être développé sur plusieurs infraorbitaux (2, 3 et 4). Premier infraorbital développé en arrière sous le second infraorbital. Troisième infraorbital simple. Quatrième et cinquième infraorbitaux en tubes. Prémaxillaire plus court que le maxillaire. Opercule recouvert par au moins deux écailles. 3 prédorsaux. 23 ou 24 vertèbres dont 14 postabdominales. Os pelviens attachés aux cleithra en-dessous des processus antérieurs des coracoïdes. Écailles cténoïdes.

Genre LISSOBERYX Patterson 1968

1. — *Anolyse taxonomique*

1942 — *Acrogaster* : A. S. Woodward, p. 540, Pl. 4, fig. 2.
1967 — *Lissoberyx* : C. Patterson, p. 73, *pro parte*.

En 1942, A. S. Woodward décrivait (p. 540) sous le nom d'*Acrogaster* (*A. dayi*) un spécimen de l'American University of Beirut, inventorié AUB-108930. C. Patterson (1967 : 73) démontra ensuite que cet individu n'appartenait pas au genre *Acrogaster* et créa le nouveau genre *Lissoberyx* (*L. dayi*). Toutefois, sa description se fondait principalement sur les exemplaires AUB-107578 et AUB-108926, préparés à l'acide acétique (exemplaires figurés Pl. I, fig. 1 et Pl. IV, fig. 1). Or l'observation de ces 3 spécimens, ainsi que celle d'un matériel abondant des collections du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, a permis de prouver que le matériel utilisé par C. Patterson pour décrire le genre *Lissoberyx* est en réalité composite ; seuls l'holotype (AUB-108930) et le spécimen AUB-108926 appartiennent réellement au genre *Lissoberyx* tandis que l'individu AUB-107578 doit être rapporté au nouveau genre *Cryptoberyx* (M. Gaudant, 1978d). La description anatomique de « *Lissoberyx dayi* » donnée par C. Patterson inclut donc des éléments appartenant réellement à l'espèce *Cryptoberyx minimus*, ce qui rend nécessaire une nouvelle description.

Diagnose : Petit poisson dont les os de la tête sont lisses à l'exception d'épines plus ou moins développées sur les bords postérieurs des os operculaires. Crête supraoccipitale en aiguillon. Méplat suboculaire développé seulement le long du 3e infraorbital. Nageoire dorsale composée de 5 ou 6 épines et 9 rayons. Nageoire anale à 4 épines et 8 rayons. Écailles recouvrant l'opercule.

Espèce-type : *Lissoberyx dayi* (A. S. Woodward 1942) du Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban)

LISSOBERYX dayi (A. S. Woodward) 1942
Pl. XVII, fig. 1-2 ; Pl. XVIII, fig. 1-2

1942 — *Acrogaster dayi* : A. S. Woodward, p. 540, Pl. 4, fig. 2.
1964 — *Acrogaster dayi* A. S. Woodward : C. Patterson, p. 410.
1967 — *Lissoberyx dayi* (A. S. Woodward) : C. Patterson, (*pro parte*), p. 73, Pl. I, fig. 1.
1968 — *Lissoberyx dayi* (A. S. Woodward) : C. Patterson (*errore*)

Diagnose : *Lissoberyx* dont la longueur standard ne dépasse pas 45 mm. Hauteur maximale du tronc comprise moins de 2 fois dans la longueur standard. Tête aussi haute que longue. Premier

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

infraorbital se glissant sous le second et le dépassant largement. Complexe uroterminal plus long que haut. Longueur des lépidotriches caudaux comprise moins de 3 fois dans la longueur standard.

Holotype : Individu inventorié AUB-108930 (American University of Beirut).

Matériel : Individus n° HDJ-73-51 à 53, 55 à 58, 113 et 114 (Collection M. Gaudant) conservés au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) et préparés à l'acide acétique.
N° AUB-101997, 107578 et 108926 de l'American University of Beirut (Liban).

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban) C. Patterson (1967 : 73) signale la présence d'un individu (AUB-108926) qui proviendrait de Hakel et non de Hadjula. Nous mettons en doute la provenance de ce spécimen (signalé par A. S. Woodward en 1942), car nos investigations, tant sur le terrain que dans les collections, n'ont jamais permis de découvrir dans ce gisement des représentants des genres *Lissoberyx* et *Cryptoberyx*. Il est probable que l'indication de provenance figurant sur l'étiquette accompagnant ce spécimen soit erronée (ce qui expliquerait l'erreur de A. S. Woodward). Ce spéciment ayant été préparé à l'acide acétique par C. Patterson, il n'est plus possible d'analyser sa gangue pour essayer de déterminer son origine exacte.

Mensurations : (en mm)

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A
108930 (holotype)	(51)	40	22	(16)	20	(23)	28
HDJ-73-113	—	36	21	17	19	17	29
HDJ-73-58	29	23	15	11	12	11	17

Formules :

C.V = 9 + 14 (4)
D = V + 9 / (13)
A = IV + 8 / (10)
Pect = 10
Pelv = I + 6
Caud = (IV + 1) + I + 9 — 8 + 1 + (1 + IV)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 1 — — —

LISSOBERYX arambourgi M. Gaudant, 1969
Pl. XIX, fig. 1-2-3 ; Pl. XX, fig. 1

1969 — *Lissoberyx arambourgi* : M. Gaudant, p. 274, fig. 2.

Diagnose : *Lissoberyx* dont la longueur standard peut atteindre 40 mm environ. Hauteur maximale du tronc comprise environ 2,5 fois dans la longueur standard. Tête nettement plus longue que haute. Premier infraorbital se glissant sous le second mais ne le dépassant pas vers l'arrière. Complexe urospeudurostylaire plus long que haut. Longueur des lépidotriches caudaux comprise moins de 3 fois dans la longueur standard.

Holotype : Individu n° 1961-29-48 a et b (collection C. Arambourg) conservé au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris). L'empreinte droite (b) a été préparée à l'acide.

Source : MNHN, Paris

Matériel : En plus de l'holotype, sont conservés au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), les individus n° 1961-29-117, HDJ-73-59 et 1939-13-246 (ces deux derniers étant préparés à l'acide).

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Mensurations : (en mm)

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A
1961-29-48							
Holotype	54	42	16	18	13	19	33
1939-12-246	42	30	13	14	9	13	24
HDJ-73-59	—	30	13	12	11	14	22

Formules : Identiques à celles de *L. dayi* (p. 100).

LISSOBERYX denticulatus nov. sp.

Pl. XXI, fig. 1-2

Diagnose : *Lissoberyx* de longueur standard atteignant 43 mm. Appareil operculaire finement et régulièrement dentelé, sans prédominance d'une ou plusieurs épines. Maxillaire à plaque postérieure développée en arrière du prémaxillaire. Nageoire dorsale composée de 6 épines. Complexe uroterminal (*PU1* + *U1*) aussi haut que long.

Holotype : Individu inventorié HDJ-73-93 (Collection M. Gaudant), conservé au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, inclus dans la résine et préparé à l'acide.

Matériel : Holotype seul.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Mensurations : (en mm)

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A
HDJ-73-93 (holotype)	54	43	25	(19)	18	19	34

Formules : Identiques à celles de *L. dayi* et de *L. arambourgi* sauf :

D = VI + 9 / (?)

II — *Description anatomique comparée de* Lissoberyx dayi (*Woodward*) *et* Lissoberyx arambourgi *M. Gaudant*

1) Forme générale du corps

Les deux espèces de *Lissoberyx* diffèrent essentiellement par les proportions de leur corps. *Lissoberyx dayi*, de forme ovale, assez courte, est caractérisée par sa longueur réduite qui représente

Source : MNHN, Paris

toujours moins du double de la hauteur maximale du tronc, alors que chez *L. arambourgi* elle correspond à 2,5 fois cette hauteur. La tête est aussi haute que longue chez *L. dayi*, mais nettement plus longue chez *L. arambourgi*. La nageoire dorsale s'insère à l'aplomb des pelviennes ou légèrement en arrière de celles-ci chez *L. dayi*, mais franchement en arrière chez *L. arambourgi*. La nageoire anale débute à la fin de la nageoire dorsale chez les deux espèces. La nageoire caudale est plus longue et plus échancrée chez *L. arambourgi*. Tout le corps est recouvert d'écailles cténoïdes, très fines.

2) Description de la tête (fig. 71-73)

A. — *Le neurocrâne* (fig. 71-73).

Chez *L. dayi*, le toit crânien est court et large. Une crête supraoccipitale (*Socc*) petite, en aiguillon, s'élève à 45° au-dessus de la fosse supratemporale, bien développée, qui débute au niveau du milieu de l'orbite. Cette fosse est limitée latéralement et antérieurement par des crêtes saillantes en rapport avec les cavités mucipares, et portées respectivement par les pariétaux (*Pa*) et les frontaux (*Fr*). La crête pariétale repliée sur elle-même, en une longue gouttière, assure le passage du canal sensoriel en provenance du supratemporal (*Stp*). Une telle gouttière peut être comparée à celle observée chez certains Trachichthyidae actuels, ou fossiles comme *Hoplopteryx lewesiensis*. Latéralement, les pariétaux entrent en contact avec les ptérotiques (*Pto*) et couvrent en partie la fosse posttemporale. Les ptérotiques

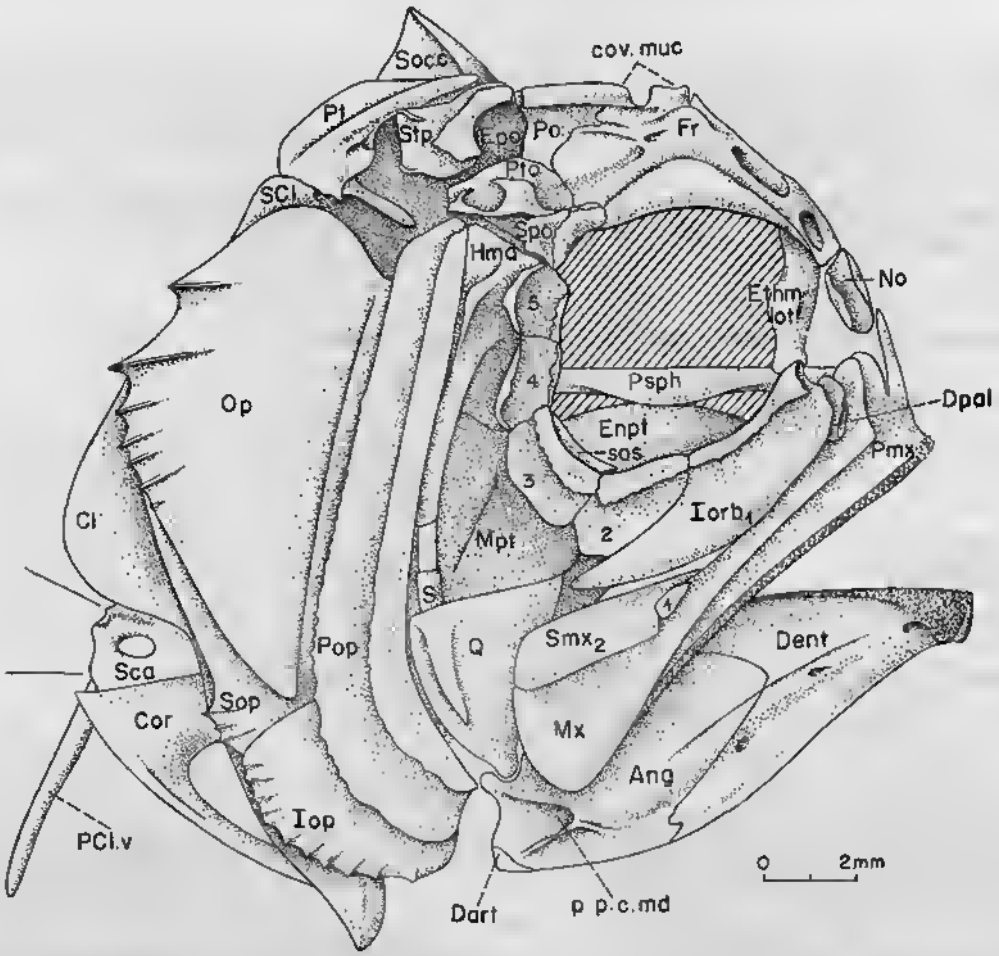


Fig. 71. — *Liassoberyx dayi* (Woodward) : Reconstitution de la tête

Source : MNHN, Paris

présentent sur leur face externe une lamelle osseuse très fine, repliée sur elle-même, qui forme une large gouttière pour le passage du canal sensoriel en direction des frontaux. Cette lamelle est profondément échancrée en sa partie médiane, cette échancrure séparant deux parties inégales, l'une antérieure, bien développée et l'autre, postérieure, réduite à un simple crochet. Les ptérotiques assurent pour les 2/3 l'articulation de l'hyomandibulaire.

Toute la partie postérieure du neurocrâne, cachée par l'appareil operculaire et par la ceinture scapulaire, n'est pas assez visible pour permettre une description détaillée.

En avant des pariétaux, les frontaux (*Fr*), courts et larges, sont caractérisés par leurs profondes cavités mucipares (*cav.muc*), reliées entre elles par de larges ponts osseux, ce qui rappelle la situation observée par C. Patterson chez *Hoplopteryx lewesiensis* (1964, fig. 47). Un rebord en visière longe le toit de l'orbite ; comme le reste du neurocrâne, il est dépourvu d'ornementation.

Les nasaux (*Na*) sont constitués par une lame osseuse très fine repliée sur elle-même pour former une large gouttière. Ils ne sont pas très développés et ne semblent pas soudés aux frontaux auxquels ils devaient être rattachés par des ligaments.

Le mésethmoïde n'est pas observable.

Les éthmoïdes latéraux (*Ethm.lat*) sont bien ossifiés. Ils assurent à leur extrémité inférieure l'articulation des lacrymaux.

Le parasphénoïde (*Psph*), parfaitement rectiligne, traverse l'orbite dans son tiers inférieur. Il développe deux ailes latérales au niveau du milieu de l'orbite. Le vomer (*Vo*) est caractérisé par une absence totale de dents.

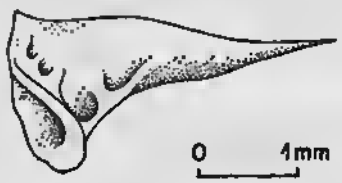


Fig. 72. — *Lissoberyx dayi* (Woodward) : Vomer.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-55.

Aucune trace d'orbitosphénoïde n'a pu être décelée tant sur *L. arambourgi* que sur *L. dayi*.

Assurant le passage du canal sensoriel des frontaux à la série infraorbitaire, les sphénotiques (*Spo*) sont des os triangulaires, fortement repliés sur eux-mêmes, au point que la gouttière ainsi formée paraît presque fermée. Le rebord de l'os est lisse chez *L. arambourgi* et finement dentelé chez *L. dayi*.

La série infraorbitaire se compose de 5 infraorbitaux. Il semble à peu près certain qu'il n'existait pas d'antorbital en avant du lacrymal (*Iorb1*). Celui-ci présente un développement très important chez *L. dayi* puisqu'il dépasse nettement l'extrémité postérieure du second infraorbital (*Iorb2*) et se termine en pointe vers l'arrière. Ce second infraorbital conserve cependant un bord lisse, ce qui le distingue de certains Holocentridae comme *Caproberyx* (C. Patterson, 1964, fig. 70). Chez *L. arambourgi*, ce premier infraorbital est moins développé puisqu'il ne dépasse pas vers l'arrière le milieu du second infraorbital. Chez les deux espèces, les infraorbitaux ont tous sensiblement la même hauteur. Les infraorbitaux 4 et 5 (*Iorb4 et 5*) sont en outre enroulés sur eux mêmes pour former une très large gouttière. Au niveau des infraorbitaux 1 à 3, le canal infraorbitaire (*c.i.o*) est abrité dans une gouttière recouverte par un fin rebord osseux, dentelé. Un méplat suboculaire (*sos*) existe le long du 3e infraorbital. Il déborde légèrement (peut-être de façon plus visible chez *L. arambourgi*) le long du bord supérieur du second infraorbital.

Mises à part les différences liées aux proportions de la tête, le neurocrâne de *L. arambourgi* diffère très peu de celui décrit ci-dessus chez *L. dayi*. Il est possible, cependant, que les cavités mucipares y soient moins profondes.

Source : MNHN, Paris

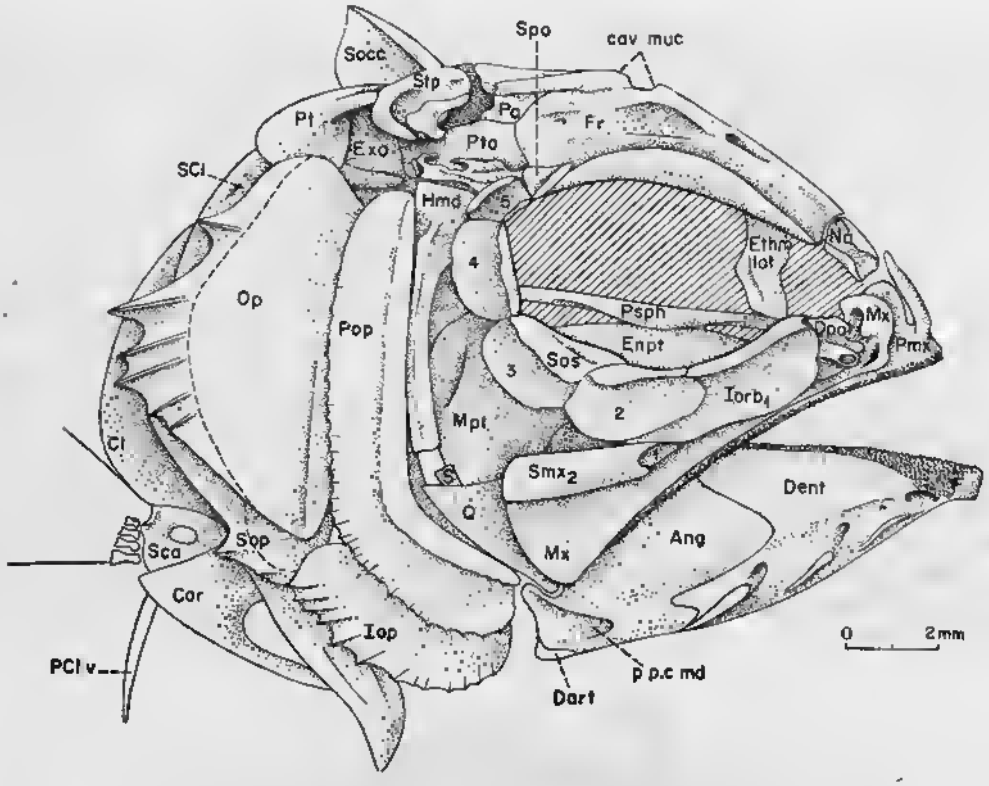


FIG. 73. — *Lissoberyx arambourgi* Gaudant : Reconstitution de la tête.

B. — *Le splanchnocrâne* (fig. 71, 73).

a) Région ptérygo-carrée (fig. 71, 73)

Elle sera décrite d'après l'individu M.N.H.N.F. 1961-29-117 appartenant à l'espèce *L. arambourgi*.

Le carré (*Q*) ne présente aucun caractère notable.

L'ectoptérygoïde, crescentiforme, possède deux branches sensiblement égales. Il porte une petite plaque dentée près de son bord inférieur, à la limite avec le dermopalatin. Celui-ci possède également une petite plaque dentée, en continuité avec celle de l'ectoptérygoïde. A la partie antérieure du dermopalatin se détache latéralement du côté externe, un processus tubulaire rappelant celui observé chez *Stichocentrus*. Ce processus vient s'encastrer dans une concavité très marquée située en avant du processus articulaire du maxillaire. Au-dessus de ce processus dermopalatin, mais cette fois sur sa face interne, le bord antérieur du dermopalatin présente deux petites saillies séparées par une concavité, cet ensemble s'articulant avec une structure correspondante portée par le processus articulaire du maxillaire. L'entoptérygoïde (*Enpt*), qui entre en contact avec les ailes du parasphénoïde, n'est pas denté.

b) Mâchoire supérieure (fig. 71, 73)

Le prémaxillaire (*Pmx*) est caractérisé par un très long processus alvéolaire qui atteint pratiquement l'extrémité postérieure du maxillaire (*Mx*) et qui porte de nombreuses petites dents dont l'ensemble forme une râpe. Dans la région symphysaire, le processus alvéolaire ne s'épaissit pas. Le processus ascendant est bien développé puisqu'il représente le 1/4 de la longueur totale de la mâchoire supérieure. Les extrémités proximales des processus ascendants droit et gauche viennent s'intercaler entre les nasaux. Le processus ascendant est bien détaché du processus articulaire qui s'accole au processus articulaire du maxillaire. Le processus postmaxillaire, peu développé, se continue jusqu'à l'extrémité postérieure de l'os.

Source : MNHN, Paris

Le maxillaire (*Mx*), dont le bord inférieur est à peine incurvé, ne participe pas au bord oral de la mâchoire supérieure en arrière du prémaxillaire. Son processus articulaire a été décrit en même temps que le processus maxillaire du dermopalatin.

Le maxillaire est surmonté par deux supramaxillaires. Le supramaxillaire antérieur (*Smx1*), trés petit, amygdaloïde, est longé dorsalement par un court processus antérieur émis par le supramaxillaire postérieur (*Smx2*) dont la forme générale est grossiérement trapézoïdale.

Aucune ornementation n'est visible sur les os de la mâchoire supérieure.

c) Mandibule (fig. 71, 73)

Elle est environ deux fois plus longue que haute. Le dentaire (*Dent*) est caractérisé par un bord alvéolaire qui s'élargit latéralement à proximité de la symphyse, et dépasse vers le bas le bord ventral de la mandibule. Ce rebord denté, garni de petites dents émoussées (comme tout le reste du bord alvéolaire), recouvre le canal mandibulaire (*c.md*), s'ouvrant à ce niveau par deux pores. Deux autres pores sont observables sur le dentaire.

Chez *L. arambourgi*, le processus alvéolaire du dentaire déborde latéralement par rapport au reste de la mandibule, mais n'atteint pas le bord ventral de celle-ci. De chacun des deux pores postérieurs, part une gouttière limitée vers l'avant et vers le bas par un rebord osseux se terminant en pointe. De telles épines ont pu être observées également chez les Cténothrissiformes (M. Gaudant, 1978a ; fig. 6).

L'angulaire (*Ang*) s'emboîte vers l'avant dans le dentaire. Au-dessous de l'articulation quadrato-mandibulaire, le canal mandibulaire se termine par une large ouverture en V couché dont la pointe est dirigée vers l'avant (*p.p.c.md*).

Un petit dermarticulaire (*Dart*) coiffe l'angle postéro-ventral de l'angulaire.

La mandibule est dépourvue d'ornementation.

d) Arc hyoïde et rayons branchiostèges (fig. 71, 73)

L'individu M.N.H.N.P. 1961-29-117, appartenant à l'espèce *L. arambourgi* montre un cératohyal distal en forme de sablier, complété ventralement par une fine lame osseuse sur laquelle s'insèrent les rayons branchiostèges. Une large fenêtre s'ouvre en son centre.

Postérieurement, le cératohyal proximal s'accole à lui par une suture rectiligne. De forme trapézoïdale, ses bords antérieur et postérieur sont concaves vers l'avant.

6 rayons branchiostèges seulement sont visibles ici, mais cette partie du spécimen étudié étant brisée, ce nombre est probablement inférieur à la réalité. En effet, chez *L. dayi*, 8 rayons branchiostèges s'articulent sur le cératohyal distal, le rayon étant cependant inséré à la limite entre les deux cératobyaux. Les 4 derniers rayons branchiostèges sont élargis.

e) Appareil operculaire (fig. 71, 73)

Le préopercule (*Pop*) dont les deux branches forment entre elles un angle de 130° environ, présente un bord postérieur entièrement et finement dentelé. Un large rebord, également dentelé, au moins à proximité de l'angle des deux branches, recouvre la gouttière du canal sensoriel préoperculaire.

L'opercule (*Op*), dont la largeur maximale se situe au 1/3 supérieur de l'os, présente quelques épines sur son bord postérieur qui, à l'exception des deux supérieures, ne sont pas très saillantes. Ces épines sont prolongées à la surface de l'os par des rides peu marquées, limitées à la région postérieure de l'opercule, laquelle est dépourvue d'écailles.

Le sousopercule (*Sop*) est caractérisé par une base élargie ornementée de quelques épines (apparemment 3) prolongées à la surface de l'os par des rides courtes, bien marquées. Le bord postérieur s'infléchit brusquement au-dessus de l'épine supérieure. La partie antérieure du sousopercule porte une écaille.

L'interopercule (*Iop*), ovale, présente un bord postéro-ventral antérieurement épineux. Chaque épine se poursuit à la surface de l'os par une courte ride qui s'efface rapidement. Le bord postéro-ventral ne présente aucune concavité.

Source : MNHN, Paris

L'appareil operculaire de *L. arambourgi* diffère très peu de celui décrit chez *L. dayi*. Les proportions de la tête étant différentes, les proportions de l'appareil operculaire le sont également. Néanmoins, l'opercule, dont la largeur maximale se situe au-dessous de la partie médiane de l'os, est caractérisé par des épines plus différenciées. Le sousopercule ne porte que deux épines et l'interopercule est moins trapu.

3) Description du squelette post-crânien (fig. 74-77)

A. — *La colonne vertébrale* (fig. 74, 75).

Elle comprend 24 vertèbres : 10 abdominales et 14 postabdominales, dont 4 participent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale.

Les premiers centra abdominaux sont plus bauts que longs, mais les proportions s'inversent au niveau des premières vertèbres postabdominales (chez *L. arambourgi*, les centra sont nettement plus longs que hauts).

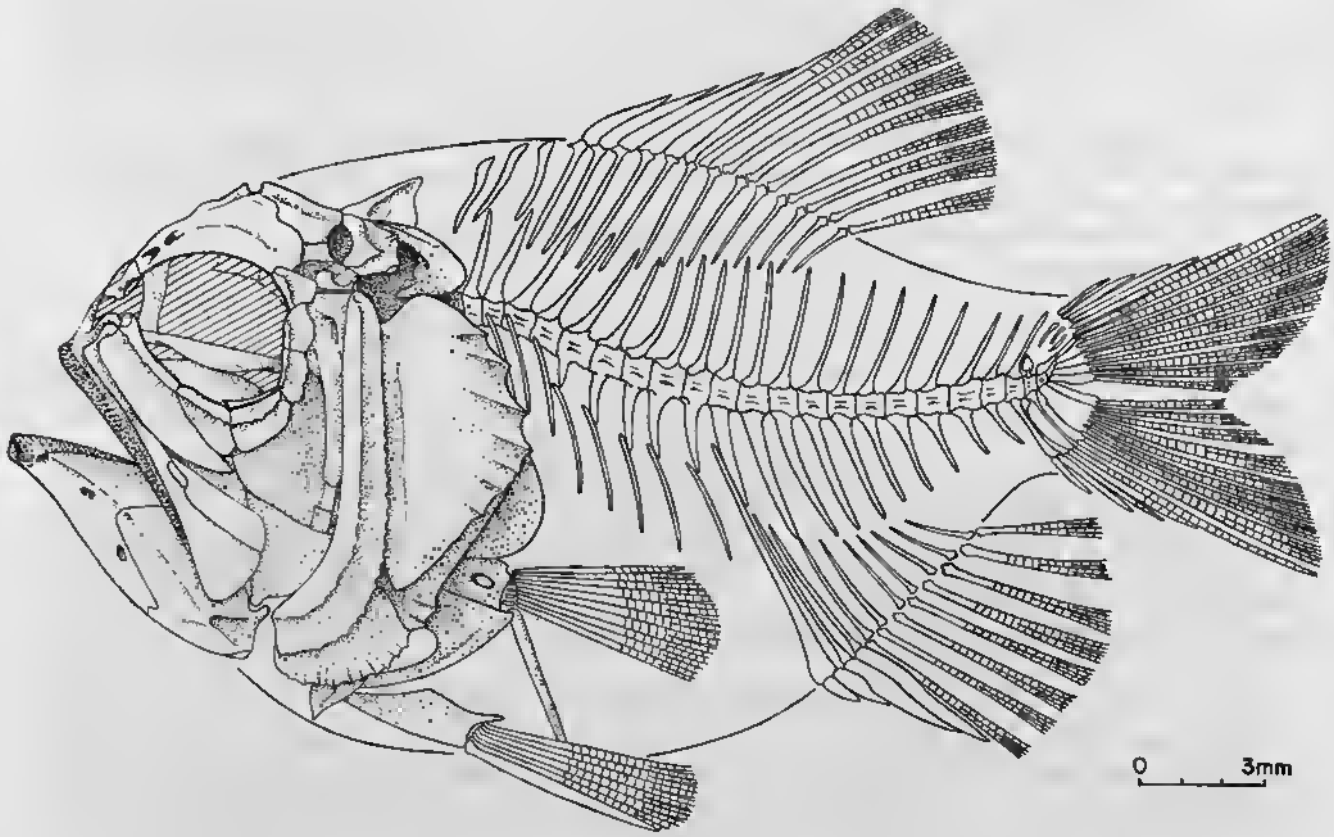


Fig. 74. — *Lissoberyx dayi* (Woodward) : Reconstitution générale.

Les vertèbres abdominales, à l'exclusion des deux premières, portent chacune une paire de côtes très fines et très courtes, puisqu'elles n'atteignent pas la moitié de la hauteur de la cavité abdominale. Les 3 premières sont sessiles ; les suivantes sont portées par des processus transverses de longueur croissante. Les épines neurales des vertèbres abdominales présentent un très faible accroissement de taille qui se poursuit jusqu'à la 3e vertèbre postabdominale. La longueur des épines neurales diminue ensuite régulièrement. Les 3 premières épines neurales sont plus larges que les suivantes.

Source : MNHN, Paris

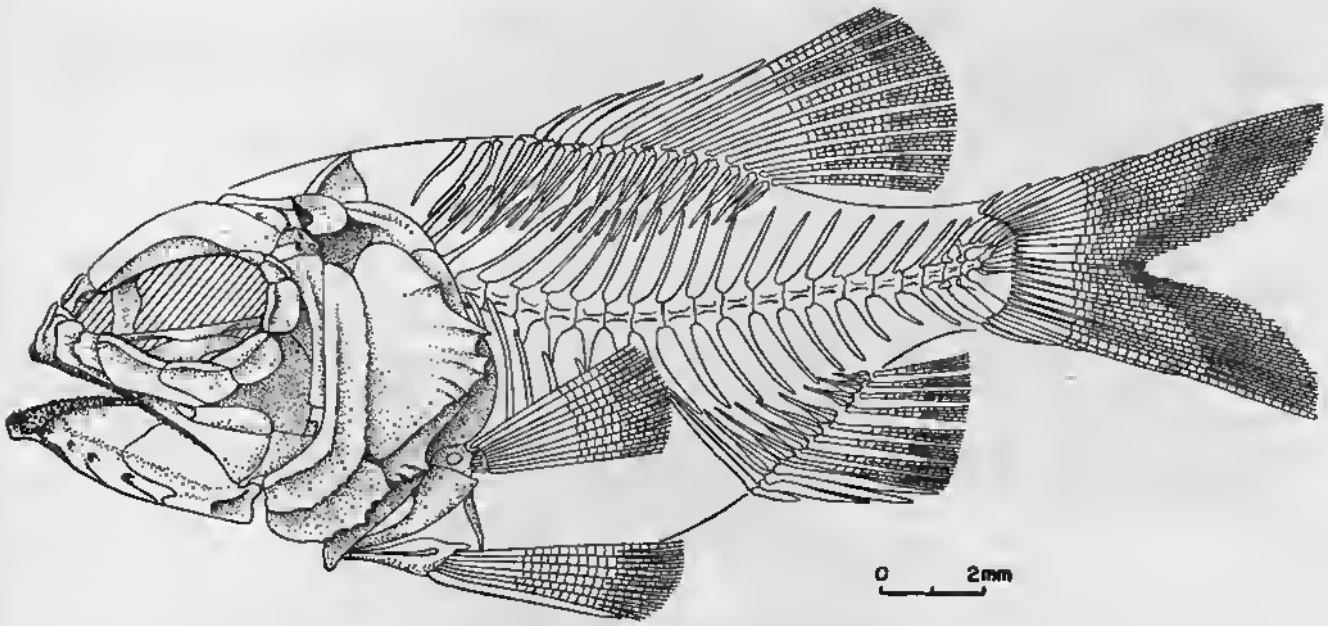


FIG. 75. — *Lissoberyx arambourgi* Gaudant ; Reconstitution générale.

B. — *Les nageoires impaires* (fig. 74-77).

a) La nageoire dorsale

Elle débute à la verticale de la 5e vertèbre abdominale et se compose de 5 épines suivies de 9 lépidotriches. Les épines sont lisses. Elles sont toutes situées dans le plan sagittal. Leur taille s'accroît de la première à la cinquième dans un rapport de 1 à 3 environ. Le premier lépidotriche est plus long que la dernière épine (1,5 fois environ) (chez *L. arambourgi*, cette différence de longueur est encore plus nette). La taille des lépidotriches diminue du premier au dernier, dont la longueur égale celle de la 5e épine.

La nageoire dorsale est précédée de 3 prédorsaux, fins et ondulés. Les 2 premiers prennent place en avant de la première épine neurale, alors que la 3e s'intercale entre la première et la seconde épine neurale. La nageoire dorsale est supportée par 13 axonostes proximaux dont la taille décroît régulièrement du premier au dernier. L'extrémité distale du premier axonoste proximal forme un crochet vers l'avant et ne supporte qu'une seule épine ; la formule de Smith & Bailey est donc : 0 — 0 — 0 — 1 — — — — Les plaques mésiales antérieure et postérieure n'atteignent pas l'extrémité proximale des axonostes proximaux. Le dernier axonoste s'insère entre les épines neurales des 2e et 3e vertèbres postabdominales.

La nageoire dorsale se termine sur la verticale passant par la 5e vertèbre postabdominale.

La composition et la position de la nageoire dorsale sont semblables chez *L. arambourgi*.

b) La nageoire anale

Elle débute sur la verticale passant par la base des derniers rayons de la nageoire dorsale, et se compose de 4 épines suivies de 8 rayons articulés et bifurqués. La 4e épine a une longueur égale à celle de la 5e épine de la nageoire dorsale. Les bases des épines sont élargies, chaque épine s'emboîtant dans la précédente. Le premier lépidotriche est légèrement plus grand que la dernière épine (contrairement au cas de *L. arambourgi* où ce lépidotriche a la même taille). La longueur des lépidotriches suivants diminue très peu. Lorsqu'ils sont rabattus le long du corps, leur extrémité distale dépasse la verticale passant par l'extrémité postérieure des hypuraux. La nageoire anale est soutenue par 10 axonostes

Source : MNHN, Paris

proximaux. Le premier, élargi à son extrémité distale, assure l'articulation des deux premières épines. Il est très long puisqu'il atteint presque le centrum vertébral de la 1re vertèbre postabdominale. Il n'en est pas de même chez *L. arambourgi* où le premier axonoste ne permet que l'articulation de la première épine (il est fortement accolé au second axonoste mais ne lui est pas fusionné) et n'est appliqué contre l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale que sur le 1/3 de la longueur de celle-ci.

c) La nageoire caudale (fig. 76, 77)

La nageoire caudale est courte et relativement peu échancrée : l'échancrure axiale représente approximativement les 2/3 de la longueur des lépidotriches. Cette longueur est comprise environ 4 fois dans la longueur standard, alors qu'elle l'est moins de 3 fois chez *L. arambourgi*. En outre, chez cette dernière espèce, l'échancrure est nettement plus marquée et atteint la moitié de la longueur des rayons.

La nageoire caudale se compose de 19 lépidotriches principaux dont 17 branchus, précédés par 5 rayons marginaux dorsaux (*r.m.d*) (dont 4 épineux) et par 4 rayons marginaux ventraux (*r.m.v*) (dont 3 épineux). Une fenêtre caudale (*fen.caud*) s'observe entre le 5e rayon marginal dorsal et le premier rayon principal non bifurqué. Elle correspond à l'insertion du muscle interradialis supérieur.

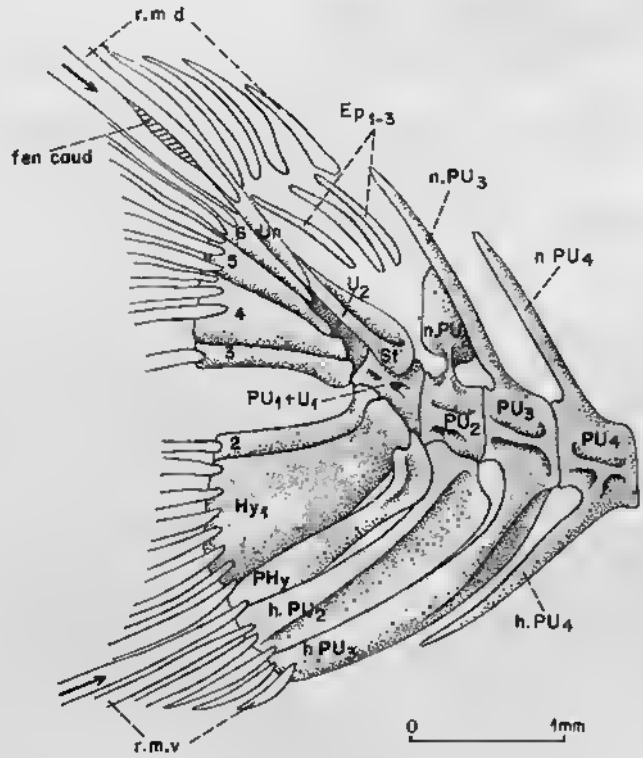


Fig. 76. — *Lissoberyx dayi* (Woodward) : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-95.

Le squelette caudal axial est de type classique avec son parhypural (*PHy*) et ses 6 hypuraux (*Hy1 à 6*) articulés ventralement avec les complexes uroterminal (*PU1 + U1*) et uropseudurostylaire (*U2 + Ur*). Ventralement, on remarque également le très fort développement des épines hémales des vertèbres préurales 2 (*h.PU2*) et 3 (*h.PU3*), qui assurent toutes deux, et à elles seules, le soutien des rayons marginaux ventraux. Dorsalement, s'observe un uroneural (*Un*) court, qui prolonge un stégural (*St*), peu développé, en forme de massue. L'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) est fortement

Source : MNHN, Paris

élargie en forme de feuille. Elle n'atteint pas la moitié de la hauteur de l'épine neurale suivante (*n.PU3*), fine et longue. 3 épuraux (*Ep 1 à 3*), grêles et courts, ne remplissent pas tout l'espace situé au-dessus du stégural avec lequel ils n'entrent pas en contact, pas plus qu'avec l'épine neurale de la vertèbre préurale 2.

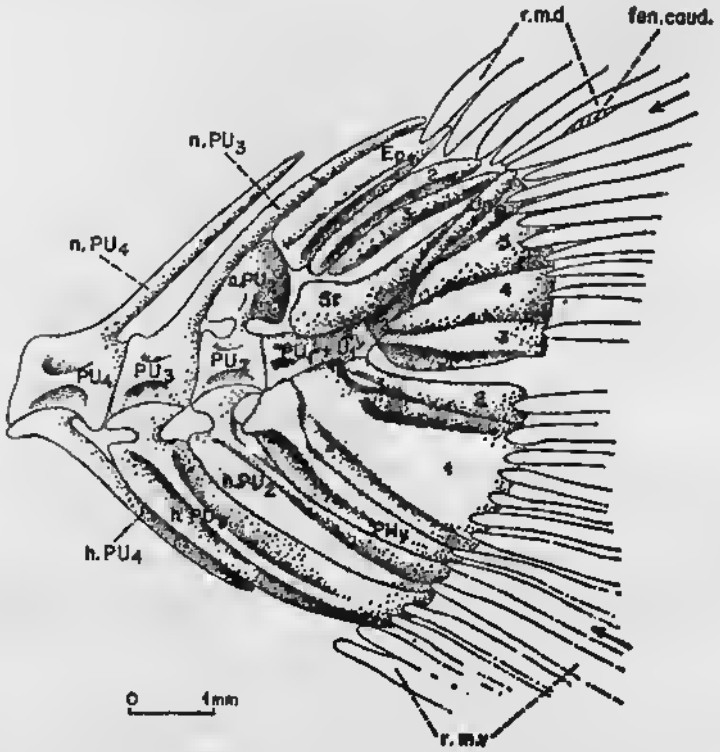


Fig. 77. — *Lissoberyx arambourgi* Gaudant : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP-HDJ-73-59.

Le squelette caudal axial de *L. arambourgi* diffère de celui de *L. dayi* par les points suivants : 1) seul l'hypural 1 est élargi ; les hypuraux 4 et 5 sont de largeur égale. 2) Les 3 épuraux sont beaucoup plus développés ; l'épural 1, nettement élargi à sa base, est accolé à l'épine neurale de la vertèbre préurale 2. Les 3 épuraux entrent également en contact avec le stégural et l'uroneural. C. Patterson (1968 : 72) a signalé la longueur remarquable du complexe uroterminal « with clear signs in the surface sculpture of its origin from two centra ». Notons à ce sujet, que l'individu HDJ-73-59 montre un complexe uroterminal particulièrement long (fig. 77).

C. — *Le squelette appendiculaire* (fig. 74, 75).

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales

Le supratemporal (*Stp*), de forme quadrangulaire, présente un rebord osseux antérieur, recouvrant une large gouttière et abritant le canal sensoriel. La partie antéro-dorsale de cette gouttière est exactement en continuité avec le canal sensoriel observé sur le pariétal. Par contre, la partie antéro-ventrale de cette gouttière se dirige vers le ptérotique. Le supratemporal de *L. arambourgi* n'est pas quadrangulaire mais crescentiforme.

Le posttemporal (*Pt*) est bifide. Une large plaque osseuse relie les deux branches et double la largeur de la branche supérieure épiotique sur presque toute sa longueur.

Source : MNHN, Paris

Le supracleithrum (*SCl*), de forme allongée, est doublé le long de son bord antérieur par un fort bourrelet.

Les deux branches du cleithrum (*Cl*) sont approximativement égales. La branche inférieure dépasse la limite ventrale de l'interopercule.

La scapula (*Sca*), plus longue que haute, présente un bourrelet pour l'articulation du premier lépidotriche de la nageoire pectorale. Elle est accolée par tout son bord inférieur au coracoïde (*Cor*). Contrairement à ce que C. Patterson a représenté en 1967 (fig. 2), le coracoïde est également attaché au cleithrum par sa plaque supérieure [comme cela a pu être observé chez *Cryptoberyx minimus* (fig. 95)]. Chez *L. arambourgi* et chez *L. dayi*, les processus antérieurs des coracoïdes atteignent les cleithra au 1/4 inférieur de la hauteur de la branche inférieure.

Le postcleithrum ventral (*PCl.v*) constitue une fine baguette qui atteint le bord ventral de l'animal, nettement en arrière de l'origine des nageoires pelviennes. Le postcleithrum dorsal n'a pu être observé.

Les nageoires pectorales, articulées respectivement aux scapulae par 4 radiaux, se composent de 10 lépidotriches : le premier, seul, n'est pas bifurqué. Leur extrémité postérieure devait atteindre la base du complexe hémaxanal.

b) Ceinture et nageoires pelviennes

Les os pelviens ne sont pas en contact avec les coracoïdes, et s'attachent directement aux cleithra. Ils sont élargis vers l'arrière jusqu'à la moitié de leur longueur. Un processus postérieur, peu développé, est présent.

Les nageoires pelviennes sont composées d'une épine et de 6 lépidotriches articulés et bifurqués. Leur longueur semble excéder la moitié de la distance séparant leur base du début de la nageoire anale.

4) Les écailles

Elles sont cténoïdes, à bord finement mais nettement dentelé. Elles recouvrent les 2/3 antérieurs de la surface de l'opercule, la partie antérieure du sousopercule et la joue. Leur surface est parfaitement lisse, même pour les écailles situées dans la région abdominale. Les écailles de la ligne latérale sont modifiées.

III. — Description anatomique de *L. denticulatus* nov. sp.

Seules seront mentionnées ici les différences existant entre cette espèce et les deux précédemment décrites.

1) Description de la tête (fig. 78-80)

A. — *Le neurocrâne.*

a) Série infraorbitaire (fig. 78)

Elle se rapproche de celle de *L. dayi* avec son lacrymal (*Iorb1*) très développé vers l'arrière, puisqu'il dépasse nettement la verticale passant par la limite entre les infraorbitaux 2 (*Iorb2*) et 3 (*Iorb3*). Le bord libre du lacrymal n'est pas le seul à être dentelé. De fines denticulations ont pu être observées le long du bord libre de l'infraorbital 4 (*Iorb4*) et le long du rebord osseux recouvrant la gouttière du canal sensoriel sur les infraorbitaux 1, 2, 3 et 5.

Source : MNHN, Paris

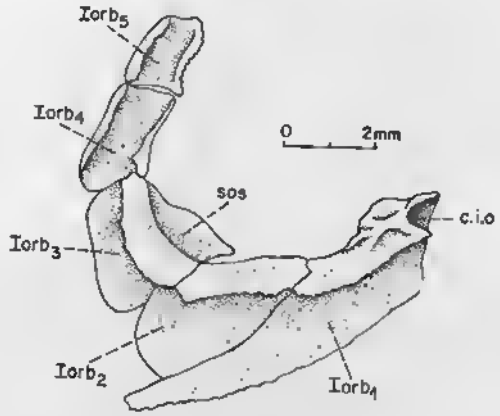


Fig. 78. — *Lissoberyx denticulatus* nov. sp. : Série infraorbitaire.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-93 (holotype).

B. — *Le splanchnocrâne.*

a) Mâchoire

Incomplète dans sa partie antérieure, la mâchoire supérieure est caractérisée par un maxillaire (*Mx*) qui développe une plaque postérieure en arrière du prémaxillaire (*Pmx*), contrairement à ce que l'on observe chez *L. dayi*, chez *L. arambourgi* (fig. 70 et 72) ou chez *L. anceps* (M. Gaudant, 1978b, fig. 15) où le bord inférieur du maxillaire est parfaitement rectiligne. Par ce caractère, *L. denticulatus* se rapproche davantage de *Cryptoberyx*.

Le supramaxillaire antérieur (*Smx1*) semble très réduit.

b) Appareil operculaire (fig. 79)

La forme générale de l'opercule (*Op*) rappelle celle observée chez *L. dayi*. Tout le bord postérieur est finement dentelé. Chaque petite dentelure se prolonge à la surface de l'os, et sur une faible longueur, par une ride bien marquée. Le bourrelet qui borde antérieurement l'opercule, est lui aussi ornementé sur son bord postérieur par de petites dentelures irrégulières.

Seule la partie antéro-ventrale du sousopercule (*Sop*) est conservée. On observe à sa surface plusieurs rides allongées se terminant sur le bord libre par de très petites épines.

L'interopercule (*Iop*) est moins de deux fois plus long que haut et s'inscrit par ses proportions dans les limites du genre *Lissoberyx*. Néanmoins, et bien qu'il ne soit pas entièrement conservé, il semble qu'une dépression existe près du milieu de son bord ventral, ce qui rappelle la forme de l'interopercule de *Stichocentrus* (fig. 78). L'interopercule est, comme le sousopercule, ornementé de rides et de dentelures.

Les deux branches du préopercule (*Pop*) forment entre elles un angle semblable à celui observé sur le préopercule de *L. arambourgi*. Le bord postérieur de l'os, de même que celui du repli osseux couvrant le canal sensoriel, sont entièrement et irrégulièrement festonnés. Aucune ride n'est visible à la surface de l'os.

c) Arc hyoïde et rayons branchiostèges (fig. 80)

Le cératohyal distal (*CHy2*), en forme de sablier, présente, comme chez *L. arambourgi*, une fenêtre largement ouverte, située au milieu de la gouttière pour le passage de l'artère hyoïdienne (*g.a.h*). La plaque osseuse ventrale semble être ici moins développée que chez *L. arambourgi*. En avant, les

Source : MNHN, Paris

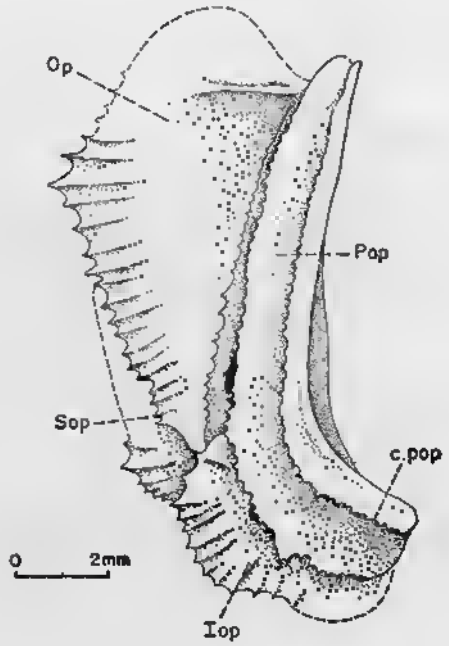


FIG. 79. — *Lissoberyx denticulatus* nov. sp. : Appareil operculaire.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-93 (holotype).

deux hypobyaux sont conservés. L'hypohyal ventral (*Hyp.v*) est nettement plus développé que l'hypohyal dorsal (*Hyp.d*).

8 rayons branchiostèges sont observables. Le premier s'articule directement avec le corps du cératohyal distal, tandis que les rayons branchiostèges 2 à 5 s'insèrent latéralement sur la fine plaque osseuse ventrale qui, de ce fait, ne semble pas présenter d'indentations. Le 6e rayon branchiostège prend place pour sa part à la limite entre les deux cératohyaux, tandis que les deux derniers s'articulent sur le cératohyal proximal. Les rayons branchiostèges s'élargissent progressivement du premier au dernier.

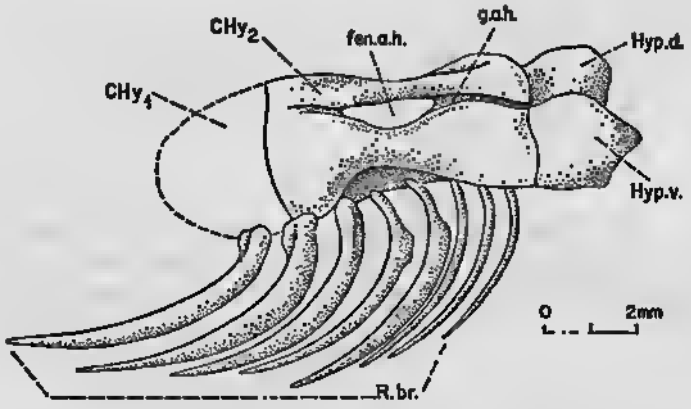


FIG. 80. — *Lissoberyx denticulatus* nov. sp. Arc hyoïde et rayons branchiostèges.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-93 (holotype).

Source : MNHN, Paris

2) Le squelette post-crânien (fig. 81)

a) La nageoire dorsale

Elle comprend 6 épines au lieu de 5 chez *L. dayi* et chez *L. arambourgi*. On y dénombre 9 rayons. Ceux-ci sont très longs puisqu'ils atteignent le niveau de la vertèbre préurale 1 (*PU1*).

b) Le squelette caudal (fig. 81)

A la différence de *L. arambourgi* et, dans une moindre mesure de *L. dayi*, *L. denticulatus* possède un complexe uroterminal (*PU1 + U1*) court et trapu, dont la morphologie ne traduit en rien l'origine composite. Les épuraux 1 à 3 (*EP 1 à 3*) sont bien développés comme ceux de *L. arambourgi*, mais ici l'épural 1 n'entre pas en contact avec l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) qui est nettement moins longue que chez *L. arambourgi*.

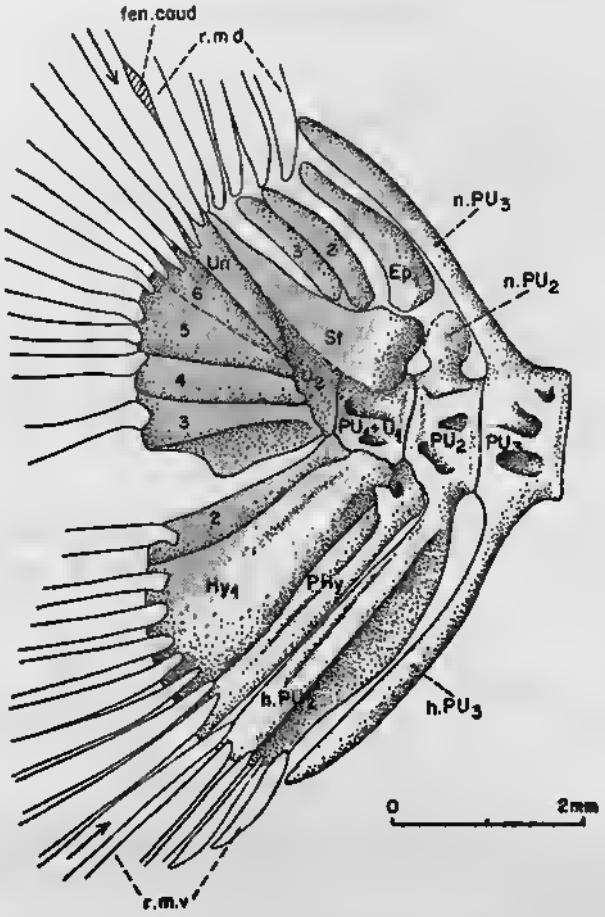


Fig. 81. — *Lissoberyx denticulatus* nov. sp. : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-93 (holotype).

Source : MNHN, Paris

Genre LIBANOBERYX nov.
Pl. XXII, fig. 1-2

I. — *Analyse taxonomique*

Diagnose : Petit poisson dont la longueur standard avoisine les 50 mm. Os de la tête peu ornés. Méplat suboculaire présent le long du second infraorbital et sur une partie des premier et troisième infraorbitaux. Appareil operculaire dentelé, plus ou moins épineux, à surface lisse. Opercule recouvert d'écailles sur les 2/3 de sa surface. Colonne vertébrale composée de 10 + 14 vertèbres. Nageoire anale à 4 épines et 7 rayons.

Espèce type : *Libanoberyx spinosus* du Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

LIBANOBERYX spinosus nov. sp.

Diagnose : Identique à celle du genre.

Holotype : Individu N° HDJ-73-94 conservé au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (Collection M. Gaudant), inclus dans la résine et préparé à l'acide.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Formules :

C.V = 10 + 14 (4)
D = ? / (15)
A = IV + 7 / (9)
Pect = 10
Pelv = I + 6
Caud = (III + 2) + I + 9 — 8 + I + (1 + IV)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 1 — — —

Mensurations : (en mm).

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A
HDJ-73-94 (holotype)	57	47,5	(30)	19	23	(18)	36

II. — *Description anatomique*

Très proche du genre *Lissoberyx*, *Libanoberyx* s'en distingue par deux caractères essentiels qui concernent la série infraorbitaire et l'appareil operculaire. Quelques autres différences mineures sont cependant intéressantes à signaler.

1) Description de la tête

A. — *Le neurocrâne.*

a) Le toit crânien (fig. 82)

Les os de la tête sont ici dentelés et tuberculés. C'est ainsi que le rebord en visière des frontaux, situé au-dessus de l'orbite, est entièrement recouvert de petits tubercules épineux.

Source : MNHN, Paris

Les frontaux (*Fr*) marquent un développement vers l'arrière légèrement plus important que chez *Lissoberyx*. Ils recouvrent ainsi une partie des pariétaux situés en-dessous de la crête mucipare de ceux-ci.

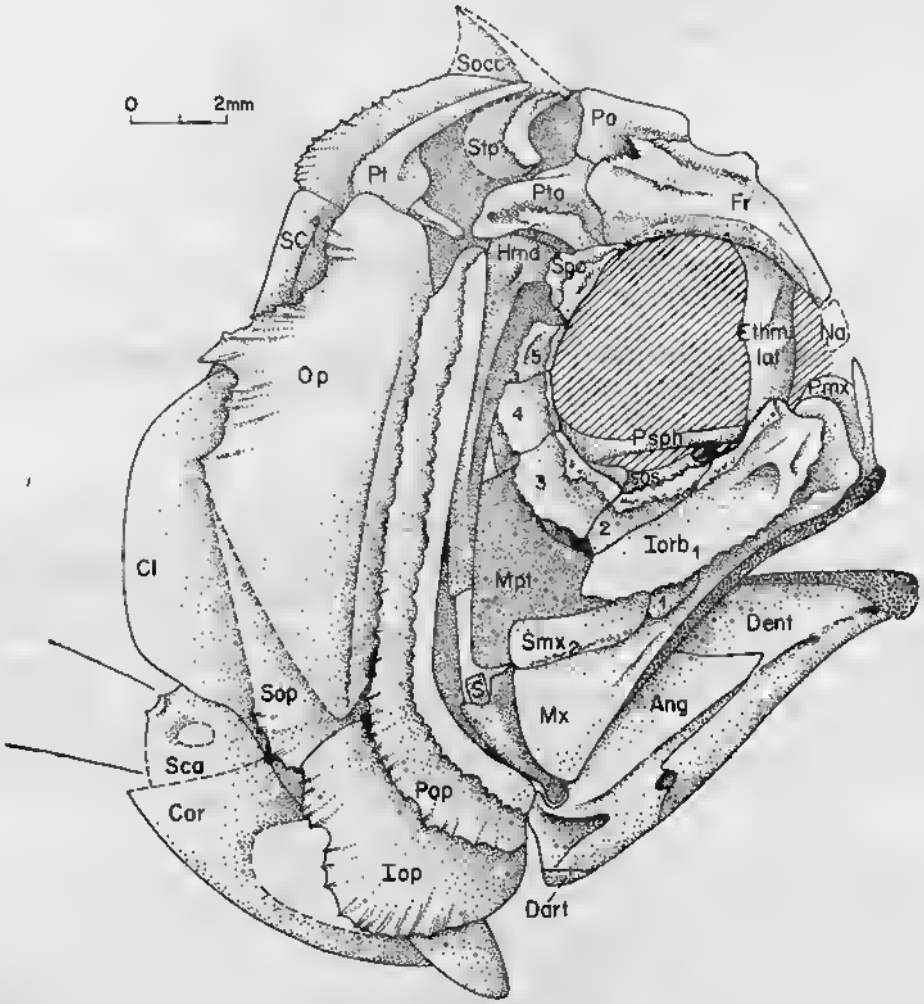


FIG. 82. — *Libanoberyx spinosus* nov. gen. nov. sp. : Reconstitution de la tête.

b) La série infraorbitaire (fig. 83)

Elle se compose de 5 os. L'antorbital semble absent.

L'infraorbital 1 ou lacrymal (*Iorb1*) est remarquablement développé. Longeant le bord inférieur du second infraorbital (*Iorb2*) qu'il dépasse largement vers l'arrière, il atteint le bord postérieur de l'orbite. Le second infraorbital a, de ce fait, un bord libre extrêmement réduit. Les infraorbitaux 4 et 5 (*Iorb4* et *5*) sont tubulaires. Le bord inférieur de tous les infraorbitaux, à l'exception du second, est fortement et entièrement denticulé.

Le canal infraorbitaire (*c.i.o*) court le long du bord supérieur des infraorbitaux, dans une gouttière recouverte par un rebord osseux dentelé et orné de petits tubercules épineux.

Le méplat suboculaire (*sos*) est développé sur toute la longueur du second infraorbitaire et sur les zones respectivement antérieure et postérieure des infraorbitaux 1 et 3.

Source : MNHN, Paris

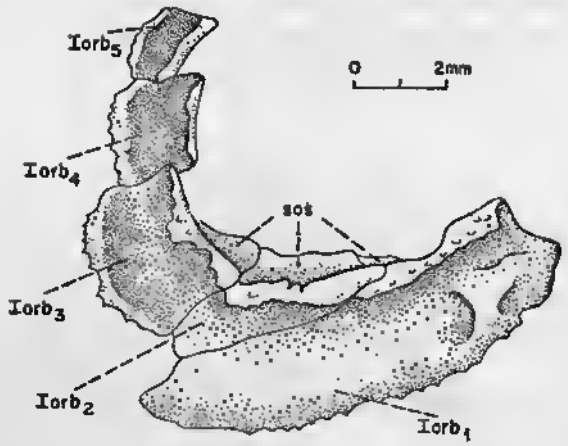


Fig. 83. — *Libanoberyx spinosus* nov. gen. nov. sp. : Série infraorbitaire.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-94 (holotype).

B. — *Le splanchnocrâne.*

a) L'appareil operculaire (fig. 84)

Le préopercule (*Pop*) est entièrement denticulé le long de son bord postérieur. Quelques rides partent du bord et s'estompent rapidement, donnant aux dentelures un aspect épineux. Le canal préoperculaire (*c.pop*) court dans une gouttière recouverte par un rebord osseux entièrement festonné.

L'opercule (*Op*) est très étroit, sa largeur étant contenue plus de deux fois dans sa hauteur. Le bord postérieur, finement et irrégulièrement denticulé, dessine deux processus épineux : l'un à l'horizontale du processus opercularis, l'autre plus bas. Les deux processus sont séparés par une excavation dentelée de l'os. Cette forme rappelle celle observée chez *Hoplopteryx*. Néanmoins, au-dessus du pro-

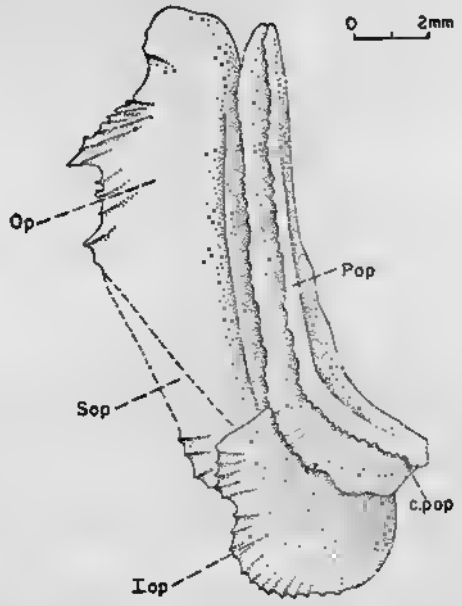


Fig. 84. — *Libanoberyx spinosus* nov. gen. nov. sp. : Appareil operculaire.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-94 (holotype).

Source : MNHN, Paris

cessus supérieur, un léger creux, non dentelé, rappelle la forme de l'opercule de certains Holocentridae tels que *Stichocentrus* (fig. 62). Les 2/3 antérieurs de la surface de l'opercule sont recouverts d'écailles.

Le sousopercule (*Sop*) est incomplètement conservé. Sa partie inférieure, dentelée, présente quelques rides qui s'estompent rapidement lorsqu'elles sont recouvertes par une écaille.

L'interopercule (*Iop*) est trapu. Son bord postéro-inférieur est lui aussi entièrement dentelé et bordé de petites rides. Il est caractérisé par une légère dépression de son bord postérieur, située au 1/3 postérieur environ et qui n'est pas sans rappeler l'excavation observée chez *Stichocentrus* (fig. 63).

b) La mâchoire

La mâchoire supérieure est caractérisée par un prémaxillaire dont le processus ascendant est aussi long que le processus articulaire (chez *Lissoberyx* ce processus ascendant est nettement plus long).

Les deux supramaxillaires sont ornés de tubercules le long de leur bord inférieur. Le supramaxillaire antérieur (*Smx1*) est nettement plus développé par rapport au supramaxillaire postérieur (*Smx2*) que chez *Lissoberyx*.

La mandibule marque un développement plus important, que chez *Lissoberyx*, des dents situées latéralement au niveau de la symphyse.

2) Description du squelette post-crânien (fig. 85)

La forme générale du corps rapproche sensiblement *Libanoberyx* de *Lissoberyx dayi*, puisque la hauteur du tronc est comprise moins de deux fois dans la longueur standard (*Libanoberyx* apparaît même comme étant plus trapu que cette espèce).

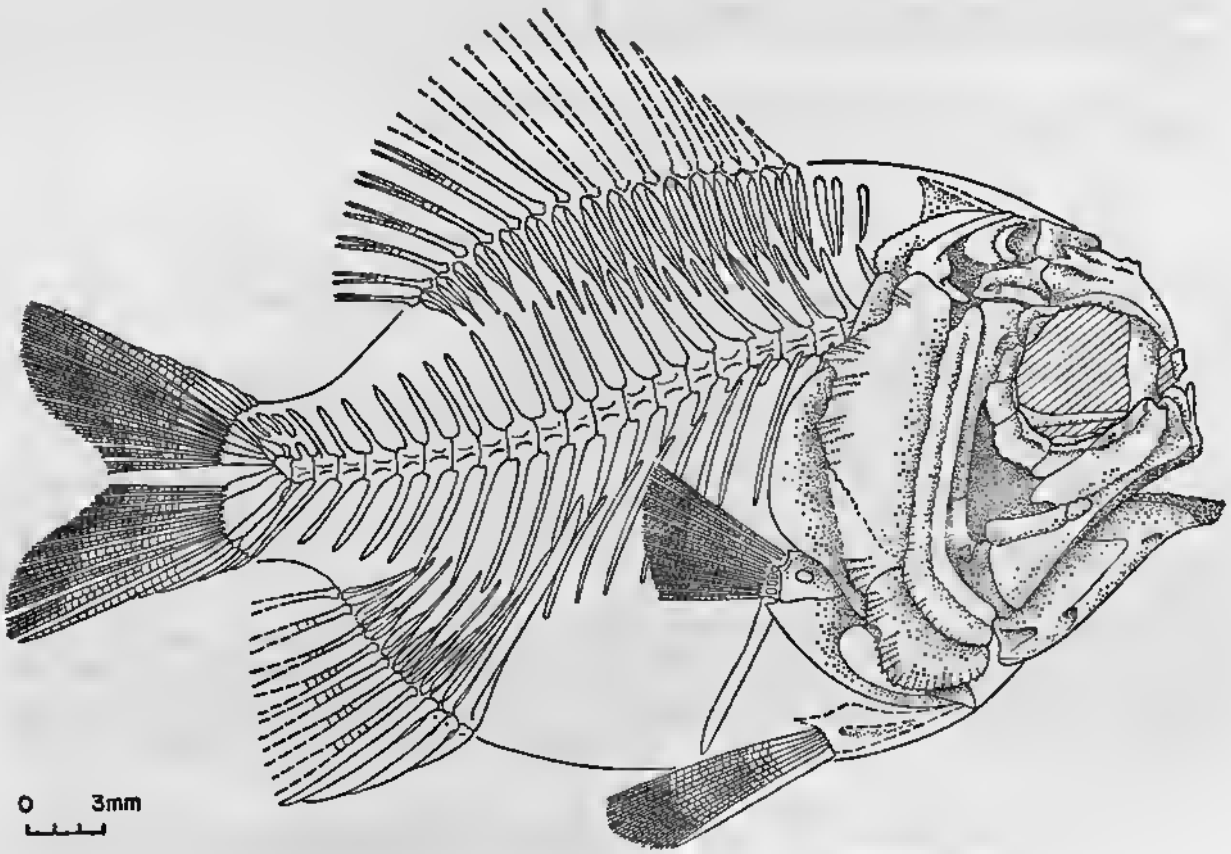


Fig. 85. — *Libanoberyx spinosus* nov. gen. nov. sp. : Reconstitution générale.

Source : MNHN, Paris

La colonne vertébrale se compose de 10 + 14 vertèbres dont 4 caudales. Les 8 dernières vertèbres abdominales (à l'exception de la première) portent chacune une paire de côtes par l'intermédiaire d'un processus transverse. Les côtes sont plus longues que celles de *Lissoberyx* puisque les extrémités proximales de la dernière paire de côtes atteignent le 1/3 inférieur de la hauteur de la cavité abdominale.

A. — *Les nageoires impaires.*

a) La nageoire dorsale

Elle n'est pas complètement conservée. Elle est précédée par 3 prédorsaux courts et droits, et supportée par 16 axonostes proximaux, ce qui correspond à une nageoire dorsale plus longue que chez *Lissoberyx* où l'on compte 13 axonostes seulement. A en juger par la longueur des derniers lépidotriches, seuls conservés, les précédents devaient être moins longs que ceux de *Lissoberyx*.

b) La nageoire anale

La nageoire anale comprend 4 épines suivies de 7 rayons supportés par un complexe hémaxanal (résultant de la fusion de deux axonostes proximaux) et 9 axonostes. Les épines sont relativement fortes.

c) La nageoire caudale

La nageoire caudale ne présente pas de différence importante avec celle de *Lissoberyx*.

B. — *Le squelette appendiculaire.*

La ceinture scapulaire se distingue de celle de *Lissoberyx* par la présence d'un posttemporal dentelé le long de son bord postérieur et le long du rebord osseux recouvrant la gouttière du canal sensoriel.

Les lépidotriches des nageoires pectorales sont courts et atteignent seulement le niveau de la 8e vertèbre abdominale.

III. — *Affinités du genre* Libanoberyx *nov.*

Proche de *Lissoberyx*, *Libanoberyx* s'en distingue par les caractères suivants :

1) ornementation plus développée des os de la tête,
2) accentuation du développement des dents mandibulaires au niveau de la symphyse,
3) développement accru du premier infraorbital qui tend à enserrer le second,
4) hauteur égale des deux processus ascendant et articulaire du prémaxillaire,
5) développement plus grand du méplat suboculaire, avec prédominance de celui-ci le long du second infraorbitaire (alors que chez *Lissoberyx*, seul le 3e infraorbital possède un méplat suboculaire),
6) taille relativement plus grande du premier supramaxillaire (on sait que le supramaxillaire antérieur a disparu chez les Trachichthyidae actuels).

Par les caractères 3, 4, 5 et 6, auxquels il faut ajouter la forme de l'appareil operculaire (bord postérieur de l'opercule déprimé à la fois au-dessus et en-dessous de l'épine operculaire, interopercule à bord postérieur concave), *Libanoberyx* se rapproche des Caproberycinae ; néanmoins d'autres caractères spécialisés, présents également chez *Lissoberyx*, permettent de le placer sans contestation possible au sein des Lissoberycinae ; ce sont :

1) présence de cavités mucipares,
2) frontaux peu développés vers l'arrière et ne cachant pas le contact entre pariétal et ptérotique,
3) ptérotique en lame ouverte,

Source : MNHN, Paris

4) fosse supratemporale très développée,
5) méplat suboculaire développé sur une partie seulement de la série infraorbitaire,
6) absence d'orbitosphénoïde et d'antorbital,
7) dents mandibulaires développées à l'extérieur du dentaire au niveau de la symphyse,
8) pore postérieur du canal mandibulaire très développé en V,
9) opercule recouvert aux 3/4 par des écailles,
10) faible nombre d'épines à la nageoire dorsale,
11) pas de développement plus important de la pénultième épine anale.

Genre STICHOPTERYX M. Gaudant 1969

Pl. XXIII, fig. 1, 2; Pl. XXIV, fig. 1, 2

I. — *Analyse taxonomique*

1887 — *Pycnosterinx* : J. W. Davis, p. 535, Pl. XXVII, fig. 5.
1901 — *Hoplopteryx* : A. S. Woodward, p. 404-405.
1969 — *Stichopteryx* : M. Gaudant, p. 275-276, fig. 3.

Espèce-type : *Stichopteryx lewisi* (Davis) du Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Diagnose : Petit poisson caractérisé par une crête supraoccipitale épaissie près de son bord antérieur. Frontaux légèrement développés vers l'arrière. Méplat suboculaire présent le long des infraorbitaux 2 et 3. Opercule sans épine proéminente — Nageoire dorsale composée de 8 épines disposées dans le plan sagittal et suivies de 8 rayons. Nageoire anale à 4 épines et 7 rayons. 2 écailles présentes à l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

STICHOPTERYX lewisi (Davis)

Pl. XXIII, fig. 1, 2; Pl. XXIV, fig. 1, 2

1887 — *Pycnosterinx lewisi* : J. W. Davis, p. 535, Pl. XXVII, fig. 5.
1901 — *Hoplopteryx lewisi* (Davis) : A. S. Woodward, p. 404-405.
1964 — *Hoplopteryx lewisi* (Davis) : C. Patterson, p. 406-407.
1967 — *Hoplopteryx lewisi* (Davis) : C. Patterson, p. 97.
1969 — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : M. Gaudant, p. 275-276, fig. 3

Diagnose émendée : identique à celle du genre.

Holotype : Individu P. 4758, conservé au British Museum (Nat. Hist) (Londres).

Matériel : Muséum national d'Histoire naturelle à Paris : N° 1939-13-86 (Collection C. Arambourg) et HDJ-73-96 (Collection M. Gaudant). Tous deux inclus dans la résine et préparés à l'acide. British Museum (Nat. Hist) (Londres) : N° P. 8689, P. 10709 et 108927.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban) pour l'individu HDJ-73-96 et de Hakel (Liban) pour tous les autres spécimens.

Formules :

C.V = 9 + 14 (4)
D = VIII + 8 / (15)

Source : MNHN, Paris

A = IV + 7 / (10)
Pect = 10
Pelv = 1 + 6
Caud = (III + 2) + 1 + 9 — 8 + 1 + (1 + III)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 1 — — —

Mensurations : (en mm)

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A
B.M.P.4758 (holotype)	(94)	(80)	43	(34)	—	—	(60)
1939-13-86	42	34	17	15,5	14	15	26
HDJ-73-96	53	43	25	19	20	20	23

II. *Description anatomique* (fig. 86-90)

1) Forme générale du corps

Petit poisson ovale dont la longueur totale ne semble pas excéder 95 mm. La hauteur maximale du tronc est comprise généralement moins de 2 fois dans la longueur standard. La longueur de la tête est sensiblement égale à sa hauteur. La nageoire dorsale s'élève juste en arrière de la tête, à la verticale des nageoires pelviennes. La nageoire anale débute peu avant la fin de la nageoire dorsale. Tout le corps est recouvert de petites écailles cténoïdes.

2) Description de la tête (fig. 86-88)

A. — *Le neurocrâne* (fig. 86-88).

En avant de l'orbite, les nasaux (*Na*) semblent proches par leur forme, de ceux de *Stichocentrus* (fig. 63). Le canal sensoriel n'est ouvert — comme chez ce genre — qu'aux deux extrémités. Les nasaux ne sont pas reliés aux frontaux par une suture semblable à celle qui existe chez les Trachichthyinae, mais probablement par des ligaments (comme chez *Lissoberyx*).

En arrière des nasaux, les frontaux (*Fr*) ne sont que moyennement développés puisqu'ils n'atteignent que le bord postérieur de l'orbite. Ils sont larges. Leur profil est identique à celui des frontaux de *Lissoberyx* (fig. 71). De profondes cavités mucipares (*cav.muc*) sont séparées par des ponts osseux. On remarque en outre une ornementation faite de rides très courtes et de gros tubercules, développée particulièrement sur le rebord osseux surplombant l'orbite et sur la partie entourant la fosse supratemporale (*f.stp*). Celle-ci, très large, est limitée latéralement par les pariétaux (*Pa*) qui forment à ce niveau un bourrelet étroit et lisse. En arrière de la fosse supratemporale s'élève une crête supraoccipitale (*Socc*) à épaississement médian, ce qui rappelle les observations faites par C. Patterson (1964, fig. 55) chez *Hoplopteryx simus*. La partie postéro-inférieure du supraoccipital s'accole aux épiotiques. Les pariétaux entrent en contact avec les ptérotiques (*Pto*) au-dessus de la fosse posttemporale (*f.pt*). Les ptérotiques émettent latéralement une aile osseuse ornementée de petits tubercules, légèrement échancrée par le passage du canal sensoriel qui se dirige vers le préopercule. A l'angle postéro-inférieur des ptérotiques, s'observe un processus triangulaire permettant l'insertion du 4e pharyngobranchial. Les ptérotiques assurent la quasi-totalité de l'articulation de l'hyomandibulaire.

En avant des ptérotiques, les sphénotiques (*Spo*), repliés sur eux-mêmes, forment une gouttière assurant le passage de la branche sensorielle en direction de la série infraorbitaire.

On notera sur le bord postérieur des frontaux l'existence d'une échancrure pariétale située

Source : MNHN, Paris

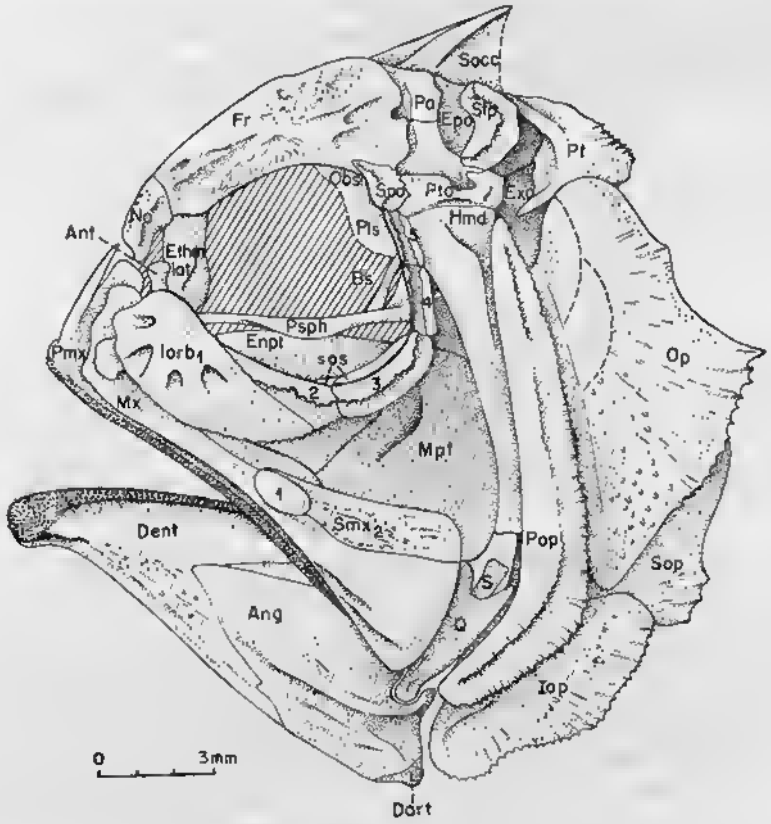


FIG. 86. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : Reconstitution de la tête.

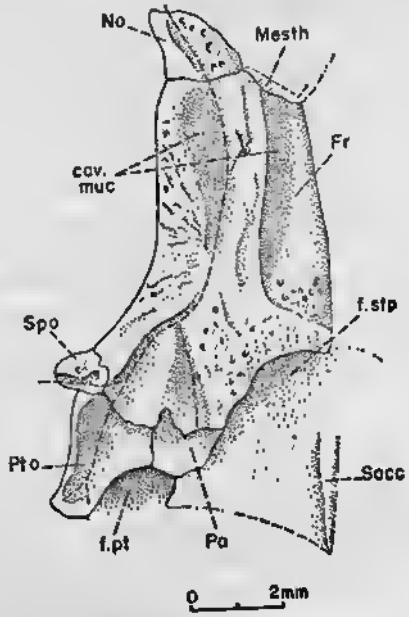


FIG. 87. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : Neurocrâne en vue dorsale. D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-96.

Source : MNHN, Paris

au niveau du passage de la branche supérieure du canal sensoriel qui part en direction des pariétaux, échancrure que l'on retrouve également chez *Stichocentrus* (fig. 63).

Les ethmoïdes latéraux (*Ethm.lat*), bien ossifiés, s'articulent normalement avec les lacrymaux. Le parasphénoïde (*Psph*), rectiligne, est pourvu de deux ailes latérales bien développées.

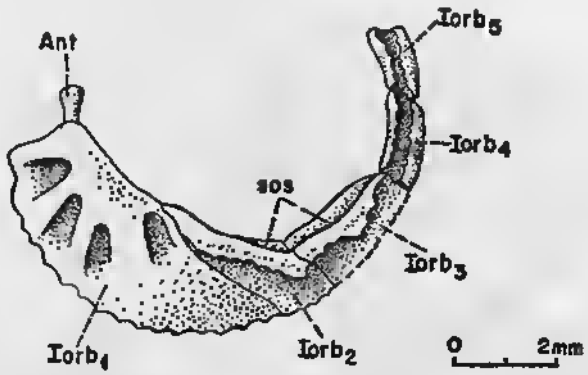


Fig. 88. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) ; Série infraorbitaire.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-96.

La série infraorbitaire comprend un antorbital et 5 infraorbitaux. L'antorbital (*Ant*), petit, dont la partie supérieure est élargie en forme de massue, n'a aucun contact avec les frontaux. L'infraorbital 1 (*Iorb1*) ou lacrymal, est largement développé vers l'arrière sous le second infraorbital (*Iorb2*), ne laissant à celui-ci qu'un bord libre restreint. Le bord inférieur du lacrymal est finement dentelé. La configuration du canal infraorbitaire, se divisant en plusieurs canalicules à disposition radiaire, rappelle celle de *Pattersonoberyx pharsus* (= *Caproberyx pharsus*) figuré par C. Patterson (1967, fig. 10). Les infraorbitaux 2 et 3 (*Iorb2 et 3*) présentent un bord inférieur réduit (*Iorb2*) ou lisse (*Iorb3*). Par contre, le rebord osseux qui recouvre la gouttière du canal infraorbitaire est irrégulièrement dentelé. Un méplat suboculaire (*sos*) existe au moins le long de l'infraorbital 3. Une partie osseuse située au niveau de la partie postérieure du second infraorbital peut correspondre soit à un développement autonome d'un méplat suboculaire de cet os, soit à un développement antérieur du méplat suboculaire de l'infraorbital 3. Les infraorbitaux 4 et 5 (*Iorb4* et *5*) forment un tube incomplètement fermé, dont les deux bords sont finement dentelés.

B. — *Le splanchnocrâne* (fig. 86).

a) Région ptérygo-carrée

Toute la partie antérieure comprenant le dermopalatin et l'ectoptérygoïde n'est pas observable.

Le carré (*Q*) est nettement échancré au niveau de la gouttière du symplectique, mais son bord postérieur est entier.

Le métaptérygoïde (*Mpt*) laisse une étroite fenêtre au niveau de la séparation des deux processus de l'hyomandibulaire.

b) Mâchoire supérieure

Le prémaxillaire (*Pmx*) est long puisqu'il borde le maxillaire (*Mx*) sur presque toute la longueur de ce dernier. Le processus ascendant est égal à un peu plus du 1/4 de la longueur du processus alvéolaire. Le processus articulaire, bien développé, dépasse légèrement le processus articulaire du maxillaire auquel il est accolé. Le processus alvéolaire du prémaxillaire est garni de petites dents dont l'ensemble forme une râpe, visible en vue externe sur toute la longueur de l'os. A sa partie antérieure, le processus alvéolaire s'avance et dépasse le processus ascendant tout en se recourbant vers l'intérieur, ce qui rend les dents invisibles en vue latérale externe.

Source : MNHN, Paris

Le maxillaire (*Mx*), bien que participant au bord oral de la mâchoire en arrière du prémaxillaire, ne présente aucun développement vers le bas de sa plaque postérieure ; son bord inférieur, faiblement incurvé, est pratiquement symétrique du bord supérieur par rapport à l'axe médian de l'os. Deux rides à peine ondulées ornent cette surface postérieure. De fins tubercules alignés sont observables à la base du processus articulaire.

Deux supramaxillaires surmontent le maxillaire. Le supramaxillaire antérieur (*Smx1*), petit et ovale, n'est pas ornementé. Il est surmonté par un court processus antérieur du supramaxillaire postérieur (*Smx2*), parallélépipédique. Il est orné d'une série de rides grossièrement parallèles à l'axe longitudinal, elles-mêmes formées de petits tubercules.

c) Mandibule

Le dentaire (*Dent*), en forme de V largement ouvert, présente un bord inférieur recourbé au niveau de la sympbyse. Le bord alvéolaire, orné de nombreuses petites dents identiques à celles du prémaxillaire, constitue un hourrelet externe qui surplombe latéralement le corps de l'os. Il s'abaisse peu en arrière de la région symphysaire, recouvre le canal mandibulaire, mais n'atteint pas le bord inférieur de la mandibule. Toute la branche inférieure du V est ornée de rides tuberculées qui convergent vers la sympbyse.

Bien qu'il soit partiellement caché par la mâchoire supérieure, il semble que l'angulaire (*Ang*) soit très bas, laissant un espace important entre son bord supérieur et le dentaire.

Le dermarticulaire (*Dart*), triangulaire, coiffe l'angle postéro-inférieur de l'angulaire.

Le canal mandibulaire pénètre dans l'angulaire par une large ouverture en forme de V. Il s'enfonce ensuite à l'intérieur de l'os, peu en arrière de la limite entre l'angulaire et le dentaire. Deux pores seulement sont présents à la surface du dentaire : l'un allongé s'ouvre juste en arrière de la partie postérieure du bourrelet constitué par le rebord alvéolaire du dentaire précédemment décrit ; l'autre, plus petit, est situé dans la région sympbysaire.

d) Appareil operculaire

Le préopercule (*Pop*) est caractérisé par son bord postérieur entièrement épineux : les rides prolongeant ces épines à la surface de l'os sont courtes et rectilignes. Aucune épine ne présente un développement supérieur aux autres. Le rebord osseux qui recouvre la gouttière du canal préoperculaire est finement dentelé.

L'opercule (*Op*), triangulaire, a une largeur maximale située à la moitié de sa hauteur. La partie supérieure du bord postérieur de l'opercule, située au-dessus de cette région, est lisse et nettement concave avant de former une légère saillie épineuse, tandis que la partie supérieure de l'os, régulièrement arrondie, possède un bord lisse. La partie inférieure du bord postérieur, faiblement convexe, est entièrement épineuse, l'épine supérieure étant légèrement plus développée que les autres. Deux larges écailles ornent l'angle antéro-dorsal de l'opercule (la plus basse atteint la mi-hauteur de l'os). Tout le reste de la surface de l'opercule est ornementé de fines rides qui semblent diverger à partir du processus opercularis et qui correspondent aux épines du bord postérieur. Dans la partie ventrale de l'opercule, ces rides se fragmentent en petits tubercules de plus en plus saillants et épineux au fur et à mesure que l'on se rapproche du bord postérieur.

Le sousopercule (*Sop*) présente un bord postérieur incurvé à mi-hauteur, ce qui accentue la largeur de la partie inférieure. Celle-ci est ornée de 4 rides terminées postérieurement par des épines. Quelques tubercules épineux sont observables à la base de ces rides.

L'interopercule (*Iop*) a une forme allongée. Son bord postéro-ventral présente une concavité située approximativement à son 1/3 antérieur. Une telle concavité est également connue chez certains Holocentridae comme *Stichocentrus* (fig. 63). Toute la surface de la partie postérieure de l'os est ornée de rides plus ou moins sinueuses qui se terminent par des épines.

Source : MNHN, Paris

e) Arc hyoïde et rayons branchiostèges

L'byomandibulaire (*Hmd*), à tête unique, s'articule uniquement avec le ptérotique. Entre ses deux processus descendants antérieur et postérieur et le métaptérygoïde (*Mpt*), s'observe une petite fenêtre triangulaire.

Le symplectique (*S*) fait suite au processus descendant postérieur de l'hyomandibulaire.

Seuls l'hypohyal ventral et la partie antérieure du cératohyal distal sont observables. 8 rayons branchiostèges sont présents. Il semble que seuls les deux premiers ne soient pas élargis.

3) Description du squelette post-crânien (fig. 89, 90)

A. — *La colonne vertébrale* (fig. 89).

La colonne vertébrale se compose de 23 vertébres : 9 abdominales et 14 postabdominales dont 4 participent au soutien de la nageoire caudale.

Les 7 derniéres vertébres abdominales portent chacune une paire de côtes ; les 3 premiéres sont sessiles ; les 4 suivantes sont portées par des processus transverses dont la longueur croît rapidement, la longueur des côtes diminuant corrélativement d'autant. Les extrémités distales des côtes n'atteignent pas la mi-hauteur de la cavité abdominale.

La longueur des épines neurales des vertèbres abdominales et postabdominales paraît relativement constante. Les épines hémales sont nettement plus longues que les épines neurales.

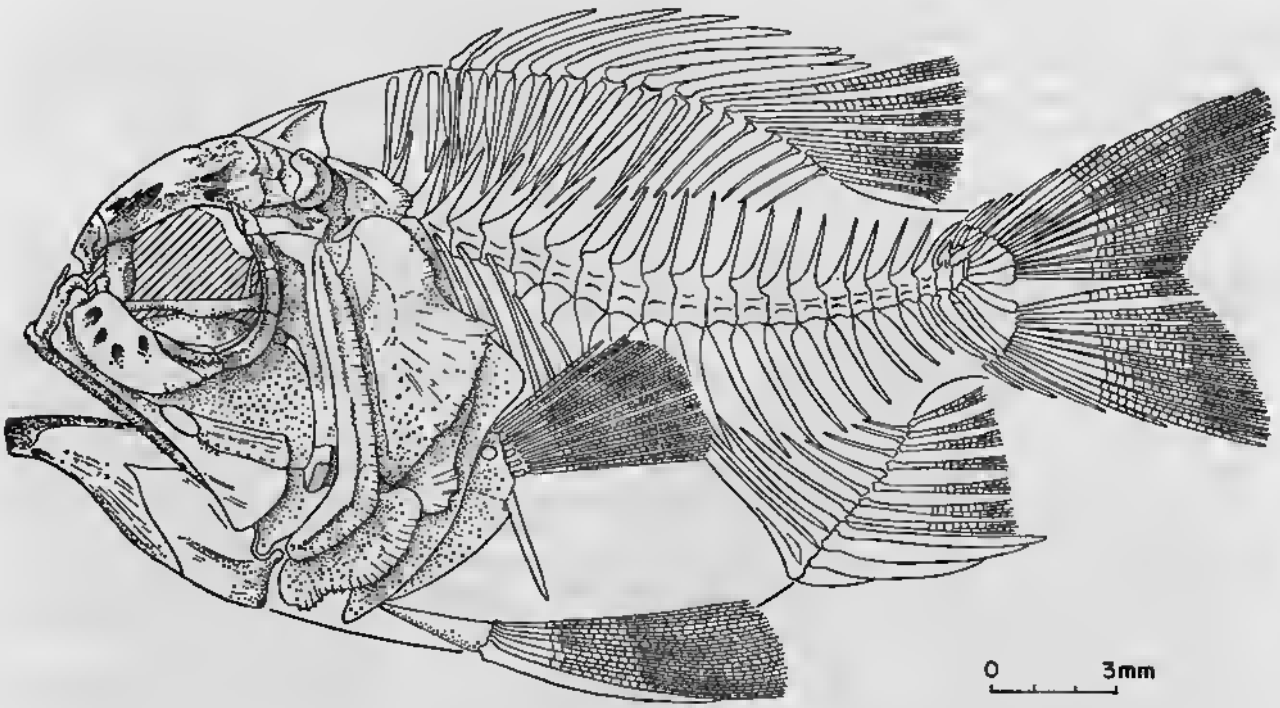


Fig. 89. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : Reconstitution générale.

B. — *Les nageoires impaires* (fig. 89, 90).

a) La nageoire dorsale

Débutant à la verticale de la 3e vertèbre abdominale et se terminant à la verticale de la 6e vertèbre postabdominale, elle est composée de 8 épines situées dans le plan sagittal et de 8 rayons articulés

Source : MNHN, Paris

et bifurqués. Les épines sont lisses et, pour les 5 premières, légèrement arquées vers l'arrière. La longueur des épines triple de la première à la troisième avant d'augmenter régulièrement jusqu'à la cinquième, puis de diminuer faiblement jusqu'à la huitième. Le premier lépidotriche dépasse la dernière épine du 1/3 de sa propre longueur. La longueur des lépidotriches suivants diminue ensuite de telle façon que, lorsqu'ils sont placés parallèlement à l'axe du corps, aucune extrémité distale ne dépasse celle du premier lépidotriche qui est située sur la verticale passant par le complexe uroterminal.

La nageoire dorsale est précédée par 3 prédorsaux étroits et rectilignes ; les deux premiers prennent place en avant de la première épine neurale ; le 3e s'intercale entre les deux premières épines neurales. La nageoire dorsale est soutenue par 15 axonostes proximaux, le premier étant situé entre les 2e et 3e épines neurales. Les 8 premiers, supportant les 8 épines, sont plus forts.

b) La nageoire anale

Elle débute à l'aplomb de la 5e vertèbre postabdominale, c'est-à-dire peu avant la fin de la nageoire dorsale. Elle se compose de 4 épines suivies de 7 rayons articulés et bifurqués. La première épine est courte ; la longueur des suivantes s'accroît progressivement jusqu'à atteindre le quadruple de la taille de la première. L'extrémité proximale de la 4e épine, placée en position parallèle à l'axe du corps, dépasse la verticale passant par l'extrémité postérieure des hypuraux. La 3e épine paraît plus épaisse que la dernière, ce qui est probablement imputable à l'encastrement de la 4e épine dans une concavité postérieure de la 3e. La longueur du premier lépidotriche est légèrement plus faible que celle de la dernière épine. La taille des rayons suivants diminue ensuite rapidement vers l'arrière.

L'endosquelette est formé de 10 axonostes proximaux ; cependant le premier axonoste constituant le complexe hémaxanal résulte visiblement de la fusion de 2 axonostes. Très long, il s'appuie sur la première hémapophyse postabdominale courte. Les axonostes suivants s'intercalent largement entre les extrémités distales des hémapophyses.

La nageoire anale se termine à l'aplomb de la 9e vertèbre postabdominale.

c) La nageoire caudale (fig. 90)

Homocerque, elle était probablement peu échancrée. Elle se compose de 19 rayons principaux dont 17 branchus, précédés par 5 rayons marginaux dorsaux (*r.m.d*), dont 3 épineux, et par 4 rayons marginaux ventraux (*r.m.v*) dont 3 épineux également. Entre le premier rayon marginal dorsal supérieur et le rayon principal non bifurqué du lobe dorsal, existe une large fenêtre caudale (*fen.caud*) pour l'insertion du muscle adducteur supérieur interradialis (R. Winterbottom, 1973).

Le squelette caudal axial présente une structure classique. On notera cependant le très fort développement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*), qui vient s'intercaler entre l'épine neurale précédente (*n.PU3*) et les épuraux (*Ep 1 à 3*), rejetant ceux-ci au-dessus du stégural (*St*).

C. — *Le squelette appendiculaire* (fig. 89).

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales

La ceinture scapulaire est en partie cachée par l'appareil operculaire.

Le supratemporal (*Stp*) est semblable à celui de *Lissoberyx* (fig. 71, 73).

Le posttemporal (*Pt*) présente deux branches épiotique et intercalaire très courtes et grêles, reliées entre elles sur la moitié postérieure de leur longueur par une plaque osseuse bien développée. Le bord postérieur de cette plaque est orné de petites rides se terminant par de courtes épines.

La branche inférieure du cleithrum (*Cl*) est nettement plus longue que la branche supérieure.

Le processus antérieur du coracoïde (*Cor*) atteint le cleithrum au 1/6 inférieur de la hauteur de sa branche inférieure.

Le postcleithrum ventral (*PCl.v*) est court ; son extrémité distale n'atteint pas le bord ventral de l'animal.

Source : MNHN, Paris

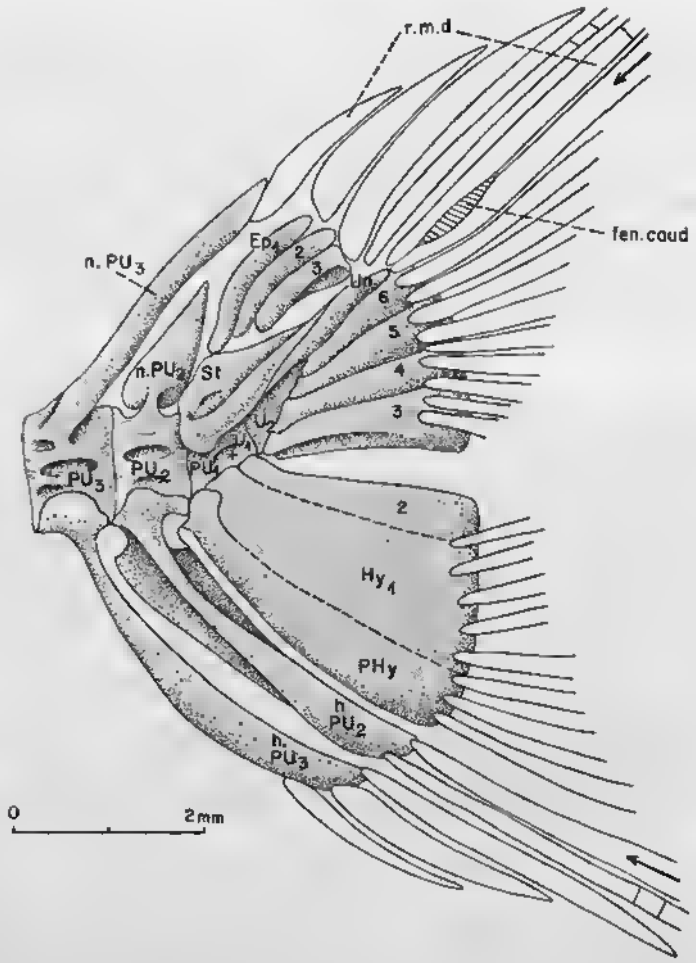


Fig. 90. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : Squelette caudal.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-96.

Les nageoires pectorales semblent être composées de 10 lépidotriches dont les extrémités postérieures dépassent légèrement vers l'arrière le complexe hémaxanal.

b) Ceinture et nageoires pelviennes

La forme exacte des os pelviens est inconnue. Ils s'insèrent directement sur les cleithra juste en-dessous des processus antérieurs des coracoïdes.

Les nageoires pelviennes se composent d'une forte épine suivie de 6 lépidotriches. L'épine présente une cannelure sur toute sa longueur, ce qui traduit la fusion incomplète de ses deux moitiés droite et gauche.

4) Les écailles

Elles sont cténoïdes et recouvrent le corps et la joue. Deux écailles, également cténoïdes, recouvrent l'angle antéro-dorsal de l'opercule. La surface des écailles paraît lisse. Elles sont légèrement modifiées au niveau de la ligne latérale.

Source : MNHN, Paris

III. — *Historique et affinités du genre* Stichopteryx

Découvert par J. W. Davis en 1887 et décrit comme une nouvelle espèce de *Pycnosterinx*, l'espèce *S. lewisi* fut ensuite rattachée au genre *Hoplopteryx* par A. S. Woonwarn (1901). Elle y fut ensuite maintenue par C. Patterson en 1964 et en 1967. En 1969, enfin, fut créé le genre *Stichocentrus* M. Gaudant.

Stichocentrus diffère en effet d'*Hoplopteryx* par les caractères suivants :

1) méplat suboculaire développé le long des infraorbitaux 2 et 3 (sur le 3e seulement chez *Hoplopteryx*),

2) prémaxillaire n'atteignant pas l'extrémité postérieure du maxillaire qui s'abaisse légèrement à ce niveau alors que chez *Hoplopteryx* le maxillaire remonte au contraire en arrière de l'extrémité postérieure du prémaxillaire,

3) forme de l'opercule, recouvert par ailleurs de fines rides tuberculées, alors que l'opercule d'*Hoplopteryx* est caractérisé par une ride horizontale se terminant postérieurement en une avancée de l'os (C. Patterson, 1964 : 305) et par sa surface lisse,

4) présence de deux écailles à l'angle antéro-dorsal de l'opercule,

5) colonne vertébrale composée de 23 vertèbres (contre 25),

6) présence de 8 épines à la nageoire dorsale contre 5 ou 6 seulement chez *Hoplopteryx*.

En conclusion, on peut estimer que, plus proche des Holocentridae qu'*Hoplopteryx*, *Stichopteryx* s'est vraisemblablement détaché plus tôt que ce premier genre de la lignée conduisant aux Trachichthyidae actuels.

AFFINITÉS DES TRACHICHTHYIDAE

Les Trachichthyidae sont actuellement connus par :

1) des formes en provenance du Cénomanien du Liban : *Lissoberyx* (C. Patterson, 1967 et 1968), *Libanoberyx* et *Stichopteryx* (M. Gaudant, 1969 et présent mémoire) et du Maroc : *Lissoberyx* (M. Gaudant, 1978c),

2) des fossiles du Sénonien et du Turonien provenant du Liban : *Acrogaster*, *Hoplopteryx* (M. Gayet, mémoire en préparation), *Gnathoberyx* (C. Patterson, 1967) ; d'Allemagne : *Acrogaster*, *Hoplopteryx* (P. Siegfried, 1954), *Tubantia* (C. Patterson, 1964) ; d'Angleterre : *Hoplopteryx* (C. Patterson, 1964) ; de France : *Hoplopteryx* (F. Priem, 1908),

3) des formes tertiaires en provenance du Caucase ; *Gephyroberyx* (P. G. Danil'Chenko, 1960),

4) enfin des genres actuels : *Trachichthys*, *Paratrachichthys*, *Gephyroberyx* et *Hoplostethus* (S. Zehren, 1979).

L'étude détaillée des Trachichthyidae permet de définir des tendances évolutives au sein de cette famille. C'est ainsi que les Trachichthyinae sont plus spécialisés que les Lissoberycinae par les caractères suivants :

1) tendance à un développement plus faible du méplat suboculaire. Cette tendance, sensible dans les deux lignées, semble s'être stabilisée chez les Trachichthyinae puisque le méplat suboculaire ne se développe plus que sur le 3e infraorbital, alors que chez les Lissoberycinae le développement du méplat suboculaire peut varier le long des 3 infraorbitaux 2, 3 et 4,

2) tendance à la régression du premier infraorbital qui ne longe plus le bord ventral du second infraorbital, lequel devient donc libre. Chez les formes cénomaniennes, au contraire, le premier infraorbital présente un très fort développement postérieur, au-dessous du second infraorbital, dont le bord libre est extrêmement réduit. Il est intéressant de constater à ce sujet, que S. Zehren (1979) considère cette disposition des deux premiers infraorbitaux comme un caractère spécialisé commun à tous les Berycidae et inconnu chez les autres Béryciformes actuels,

Source : MNHN, Paris

3) tendance à la division du 3e infraorbital. Chez les Trachichthyinae actuels, ce 3e infraorbital présente une forme particulière, son bord inférieur étant profondément échancré (ce qui le fait paraître double). Or, la représentation donnée par C. Patterson (1964, fig. 58) de la série infraorbitaire d'*Hoplopteryx simus* montre un 3e infraorbital dont la surface externe présente deux crêtes correspondant aux deux épaississements osseux observés chez les formes actuelles,

4) tendance à la disparition des dents sur l'ectoptérygoïde. Cette disparition n'est toutefois pas totale puisque S. Zehren (1979) signale la présence d'une plaque dentée sur l'ectoptérygoïde de *Paratrachichthys*,

5) tendance à l'allongement du processus alvéolaire du prémaxillaire, excluant totalement le maxillaire de la bouche. Chez les Lissoberycinae, le maxillaire, bien que présentant un bord libre en arrière du prémaxillaire, ne paraît pas développé postérieurement (exception faite de *Libanoberyx* qui possède une petite plaque postérieure rappelant celle des Holocentridae),

6) tendance à la perte du supramaxillaire antérieur. Si *Hoplopteryx* et *Acrogaster* possèdent encore deux supramaxillaires, par contre celui-ci a totalement disparu chez les formes actuelles,

7) tendance générale à l'augmentation du nombre de vertèbres. Les Lissoberycinae sont caractérisés par la possession de 23 ou 24 vertèbres dont 14 postabdominales. Chez les Trachichthyinae crétacés, le nombre est de 25-26 dont 15 postabdominales. Chez les formes actuelles, d'après S. Zehren (1979), on peut compter 27 ou 28 vertèbres dont 15 ou 16 postabdominales (toutefois, une espèce de *Paratrachichthys* possède 13 + 14 vertèbres),

8) tendance à la diminution du nombre de prédorsaux. Parmi les Trachichthyinae, seul *Acrogaster* en possède 3, comme les Lissoberycinae. *Hoplopteryx*, ainsi que les formes actuelles n'en n'ont plus que 2,

9) tendance à la disparition des écailles recouvrant l'opercule. Cette tendance semble se manifester au sein de la lignée des Lissoberycinae puisque *Lissoberyx* présente un opercule couvert aux 3/4 par des écailles (seul le bord postérieur d'où naissent les épines n'est pas recouvert). Chez *Stichopteryx*, deux écailles seulement sont présentes à l'angle antéro-dorsal de l'opercule. Aucun autre Trachichthyinae, tant crétacé qu'actuel, ne possède d'écaille sur l'opercule,

10) apparition d'écussons ventraux (chez les genres actuels seulement).

En revanche, deux caractères semblent indiquer une spécialisation des Lissoberycinae. Ce sont :

1) disparition de l'orbitosphénoïde. Présent en règle générale chez les Béryciformes, il n'a pas pu être observé chez aucun des spécimens de Lissoberycinae et paraît donc avoir disparu dans ce groupe. Cet os est, par contre, présent chez tous les Trachichthyinae tant fossiles qu'actuels,

2) disparition des dents vomériennes. Un vomer en vue ventrale a pu être parfaitement observé sur un spécimen de *Lissoberyx* (fig. 79). Il est indubitablement dépourvu de dents. Au contraire, C. Patterson (1964 : 310) signale la présence de dents sur le vomer d'*Hoplopteryx*. Chez *Acrogaster*, la face ventrale du vomer est inconnue jusqu'à présent. S. Zehren (1979) note l'existence de dents chez tous les Trachichthyidae actuels, à l'exception d'*Hoplostethus*. Toutefois, l'auteur signale que, sur un spécimen appartenant à ce genre, seules deux petites dents étaient présentes sur le vomer. Ce fait paraît indiquer que la disparition des dents vomériennes tend peut-être à se manifester tardivement au sein des Trachichthyinae.

Formes *INCERTAE SEDIS*

En 1967, à partir d'un individu très incomplet, en provenance de Hakel (Liban), C. Patterson attribuait au genre *Caproberyx* une nouvelle espèce *C. pharsus* (p. 97). L'auteur signalait cependant (p. 103) qu'il était possible que cette espèce puisse représenter un genre nouveau.

Bien que n'ayant pas observé de matériel complémentaire, il semble utile d'ériger un nouveau genre pour *C. pharsus*, d'autant plus que cette espèce ne peut pas être intégrée dans la famille des Holocentridae mais doit être, au contraire, rapprochée de celle des Trachichthyidae. C'est pourquoi son étude sera faite sous le nom de *Pattersonoberyx pharsus* (Patterson), en marge de cette famille.

Source : MNHN, Paris

Genre PATTERSONOBERYX nov.

I. — *Analyse tazonomique*

1967 — *CAPROBERYX* : C. Patterson, p. 97, fig. 10, Pl. 14, fig. 2.

Diagnose : Poisson présentant tous les caractères des Lissoberycinae sauf : Maxillaire s'étendant vers le bas et en arrière du prémaxillaire. Fosse supratemporale peu développée. Présence d'épipleuraux sur les 3 dernières vertèbres abdominales. Orbitosphénoïde présent (?). (C. Patterson, en 1967, en signale la présence de « traces », ce qu'il n'est pas possible de confirmer après examen du spécimen).

Espèce-type : *Pattersonoberyx pharsus* (Patterson) du Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

PATTERSONOBERYX pharsus (C. Patterson 1967)

Diagnose : Identique à celle du genre.

Holotype : Spécimen N° P. 47836, conservé à Londres au British Museum (Natural History).

Matériel : Holotype seul.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Description anatomique : cf. C. Patterson, 1967 : 97.

II. — Affinités

Pattersonoberyx doit être rapproché de la famille des Trachichthyidae car il possède les caractères suivants :

1) présence de cavités mucipares bien développées,
2) contact entre les pariétaux et les ptérotiques situé au-dessus de la fosse posttemporale et non recouvert par un développement postérieur des frontaux,
3) ptérotique en lame ouverte (et non replié sur lui-même comme ceux des Holocentridae),
4) méplat suboculaire le long du 3e infraorbital seulement,
5) développement du lacrymal au-dessous et en arrière du second infraorbital qui semble, contrairement à ce qu'a figuré C. Patterson (1967, fig. 10), laisser subsister un bord libre au second infraorbital,
6) nageoire dorsale composée de 6 épines seulement, disposées dans le plan sagittal,
7) nageoires pelviennes composées d'une épine et 6 lépidotriches.

Il est évident, cependant, que *Pattersonoberyx pharsus* ne s'intègre pas parfaitement dans la sous-famille des Lissoberycinae telle qu'elle a été définie (cf. diagnose, p. 99). La forme du maxillaire est trop semblable à celle des Caproberycinae crétacés pour être réapparue secondairement. Pour ce qui est de la forme de la partie postérieure des frontaux, il semble difficile de se fier aux limites représentées par C. Patterson car la suture fronto-pariétale est très peu visible sur l'unique spécimen actuellement connu.

En conclusion et jusqu'à plus ample informé, le genre *Pattersonoberyx* paraît devoir être placé au voisinage immédiat de la famille des Trachichthyidae.

Source : MNHN, Paris

Genre PLESIOBERYX nov.

I. — *Analyse taxonomique*

Diagnose : Poisson pouvant atteindre 125 mm de longueur standard, dont les os de la tête sont ornementés. Frontaux sans cavités mucipares, ne recouvrant pas le contact pariéto-ptérotique. Fosse supratemporale bien développée. Crête supraoccipitale à bourrelet médian. Orbitospbénoïde présent. Antorbital présent. Premier infraorbital se glissant sous le second. Infraorbital 3 paraissant dédoublé. Méplat suboculaire présent sur les infraorbitaux 2 à 5. Maxillaire ne s'étendant pas vers le bas en arrière du prémaxillaire. Dents mandibulaires débordant vers l'extérieur au niveau de la symphyse. Pore postérieur du canal mandibulaire en V très petit. Appareil operculaire très finement dentelé et orné seulement de rides, ne présentant pas d'épine. 1 à 3 écailles présentes à l'angle antéro-supérieur de l'opercule. Colonne vertébrale composée de 11 + 13 vertèbres. Nageoire dorsale précédée de 3 prédorsaux et composée de 9 épines situées dans deux plans et 9-10 lépidotriches. Nageoire anale à 5 épines, pénultième épine non élargie. Nageoires pelviennes composées de 1 épine et 6 lépidotriches. Écailles cténoïdes à surface lisse ou ornée de petites épines selon la région du corps considérée.

Espèce-type : *Plesioberyx maximus* du Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

PLESIOBERYX maximus nov. sp.

Pl. XXV, fig. 1, 2 ; Pl. XXVI, fig. 1 ; Pl. XXVII, fig. 1 ; Pl. XXVIII, fig. 1, 2

Diagnose : *Plesioberyx* dont la hauteur du tronc est comprise deux fois dans la longueur standard. Nageoire dorsale composée de 9 épines suivies de 9 lépidotriches. Opercule à bord postérieur ventru.

Holotype : Spécimen conservé à Paris, au Muséum national d'Histoire naturelle, sous le nº HAK-74-10 (Collection M. Gaudant), inclus dans la résine et préparé à l'acide.

Matériel : Spécimens Nº HAK-73-85 et HAK-74-99, conservés au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), (Collection M. Gaudant), préparés à l'acide.

Nº AMNH 3737 conservé à l'American Museum of Natural History (New York)

Nº MCZ 47 conservé au Museum of Comparative Zoology (Harvard).

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Mensurations : (en mm)

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A
HAK-74-10 (holotype)	—	—	54	46	38	36	74
HAK-73-9	—	125	62	49	44	45	97
MCZ 47	65	54	35	24	—	20,5	47
AMNH 3737	(95)	83	49	36	—	39	59

PLESIOBERYX discoides nov. sp.

Pl. XXVI, fig. 2 ; Pl. XXVII, fig. 2

Diagnose : *Plesioberyx* dont la bauteur du tronc est presque aussi grande que la longueur standard (supposée).

Source : MNHN, Paris

Holotype : Spécimen conservé au Naturhistorisches Museum (Vienne), inclus dans la résine et préparé à l'acide.

Matériel : Spécimen N° 1891-59-126 conservé au Royal Scottish Museum (Edimbourg), préparé à l'acide acétique.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Formules (identiques chez les deux espèces)

C.V = 11 + 13 (4)
D = IX + 9-10 / (17)
A = V + 8-9 / (11)
Pect = 11
Pelv = I + 6
Caud = (11 + 2) + I + 9 — 8 + 1 + (2 + II)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 2 — — —

Remarque : Les deux espèces distinguées ci-dessus pourraient éventuellement, dans l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel, représenter les morphotypes mâle et femelle d'une même bioespèce. Toutefois, en l'absence de preuves décisives, il a paru préférable de décrire ces deux formes sous des noms différents.

II. — *Description anatomique*

1) Forme générale du corps

Plesioberyx maximus est un poisson de taille relativement grande (comparé aux autres Trachichthyidae et Holocentridae du Cénomanien de Hakel). Sa longueur standard peut, en effet, atteindre 125 mm, et représente le double de la hauteur du tronc. La tête est plus longue que haute. La nageoire dorsale débute sensiblement à la verticale passant par l'origine des nageoires pelviennes, tandis que la nageoire anale semble très reculée (elle débute sous l'extrémité postérieure de la nageoire dorsale).

Jusqu'à plus ample informé, *P. discoides* diffère de *P. maximus* par la forme de son corps, la longueur standard étant à peine supérieure à la hauteur.

2) Description de la tête (fig. 91-93)

A. — *Le neurocrâne* (fig. 91).

S'élevant au-dessus d'une fosse supratemporale (*f.stp*) très large mais relativement peu profonde, la crête supraoccipitale (*Socc*), haute et rejetée vers l'arrière, est épaissie en son milieu. Sur l'individu HAK-73-85, il est possible que cette crête soit en aiguillon,

Les frontaux (*Fr*) rappellent par leur forme et en partie par leur ornementation, ceux de *Stichopteryx* (p. 120). La partie osseuse en visière surmontant l'orbite, est très ornementée par des rides ondulées se terminant sur le bord latéro-externe par de petites épines. La surface des frontaux, et plus particulièrement leur partie centrale, est ornée de rides moins denses, s'anastomosant pour former des sortes de tubercules. Il n'existe pas de cavités mucipares.

Le canal supraorbitaire est abrité dans un tube fermé. Entrant par un pore étroit au niveau du ptérotique (*Pto*), il se divise alors en plusieurs branches ; l'une, ventrale, atteignant le sphénotique (*Spo*), tandis que deux autres se dirigent dorsalement, l'une vers la fosse supratemporale, l'autre vers la région située en avant de celle-ci, et rejoint son homologue dans le plan sagittal. Plus en avant, le canal émet latéralement un canalicule qui s'ouvre par un pore allongé en direction de la visière supraorbitaire, tandis que la branche principale atteint les nasaux (*Na*). Ceux-ci, courts, en forme de tubes aplatis, sont ornementés de rides. Ils ressemblent fortement à ceux de *Stichocentrus*.

Source : MNHN, Paris

En arrière des frontaux, les pariétaux (*Pa*) forment un bourrelet qui longe la fosse supratemporale. Ils sont en contact avec les ptérotiques, recouvrant en partie la fosse posttemporale. Les ptérotiques sont fortement repliés sur eux-mêmes, constituant ainsi une gouttière qui abrite le canal sensoriel. Le bord latéro-externe de cette gouttière s'incurve brusquement dans sa partie postérieure, permettant la sortie d'une branche du canal sensoriel en direction du préopercule. Le ptérotique assure, pratiquement à lui seul, l'articulation de l'hyomandibulaire.

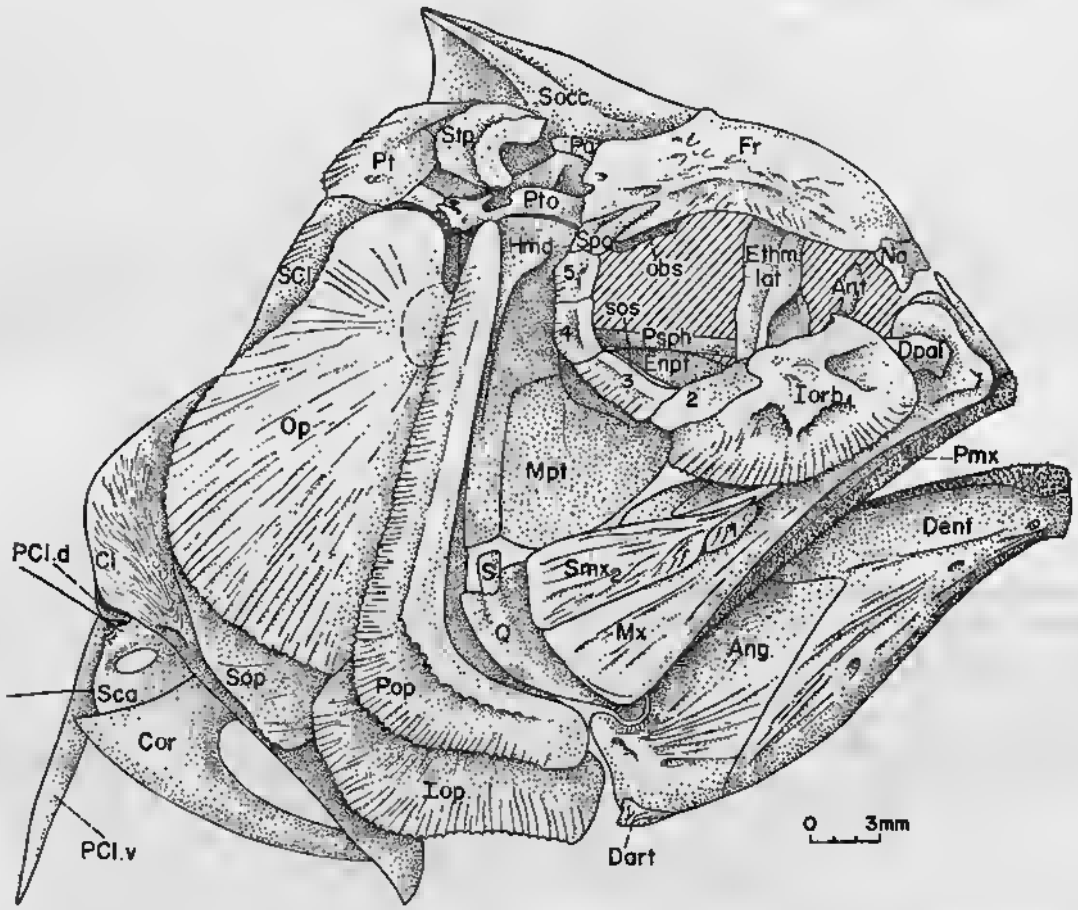


Fig. 91. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : Reconstitution de la tête. D'après essentiellement l'individu MNHNP.HAK-74-10 (holotype).

En avant des ptérotiques, les spbénotiques (*Spo*), triangulaires, sont repliés sur eux-mêmes et forment une gouttière dans laquelle passe la branche infraorbitaire du canal sensoriel.

En avant de l'orbite, les ethmoïdes latéraux (*Ethm.lat*), larges et bien ossifiés, assurent, par leur partie inférieure, l'articulation des lacrymaux. A l'intérieur de l'orbite, seul l'orbitosphénoïde (*Obs*) est visible.

L'orbite, de taille moyenne, est entourée par 5 infraorbitaux, en avant desquels s'observe un petit antorbital (*Ant*). L'infraorbital 1 ou lacrymal (*Iorb1*) rappelle celui de *Caproberyx superbus* (C. Patterson, 1964, fig. 70). De forme grossièrement ovale, une fois et demie plus long que haut, il présente une encoche postéro-supérieure dans laquelle vient s'encastrer le second infraorbital (*Iorb2*). Le 3e infraorbital (*Iorb3*) présente, au milieu de son bord libre, une échancrure peu profonde, lisse, limitant deux parties bien ornementées de l'os. Une telle échancrure sur le 3e infraorbital est également

Source : MNHN, Paris

connue chez *Stichocentrus* (fig. 60) et chez *Pattersonoberyx* (C. Patterson, 1967, fig. 10). Comme chez ce dernier genre, les 4e et 5e infraorbitaux (*Iorb4* et *5*) sont plats.

Le canal infraorbitaire court dans une gouttière recouverte par un rebord osseux ornementé. Sur le lacrymal, ce rebord s'élargit et se rattache au corps de l'os par d'étroits ponts osseux.

Tous les os de la série infraorbitaire présentent un bord libre finement dentelé. Ils sont relativement hauts, sans toutefois atteindre la hauteur du lacrymal.

Un méplat suboculaire (*sos*) existe le long des infraorbitaux 2 à 5. Le long du 3e infraorbital le méplat suboculaire semble relativement étroit par rapport à celui, beaucoup plus développé, qui caractérise le même os chez *Stichocentrus* et *Pattersonoberyx*.

B. — *Le splanchnocrâne* (fig. 91-93).

a) Région ptérygo-carrée

Le carré (*Q*), en forme de triangle équilatéral, est très incliné vers l'arrière. Son bord postérieur est convexe, tandis que son bord supérieur est échancré par la gouttière destinée à recevoir le symplectique.

L'ectoptérygoïde est formé de deux branches faisant entre elles un angle de 110° environ. La branche supérieure est creusée dans sa partie médiane (en vue latéro-externe) par une gouttière dans laquelle vient s'encastrer la partie postérieure du dermopalatin (*Dpal*). Il ne semble pas que l'ectoptérygoïde soit denté. Par contre, le dermopalatin possède une plaque dentée qui débute près de son extrémité postérieure et semble s'étendre beaucoup vers l'avant. Le dermopalatin est partiellement masqué par le lacrymal et n'est visible, à l'avant de cet os, que par son processus maxillaire tubulaire.

Le métaptérygoïde forme une plaque triangulaire dont le bord inférieur, arrondi, n'entre pratiquement pas en contact avec la partie supérieure du carré. De cette plaque s'élève un large processus qui s'accole au processus descendant antérieur de l'byomandibulaire.

L'entoptérygoïde (*Enpt*) n'est pas denté.

b) Mâchoire supérieure

Elle est caractérisée par un prémaxillaire (*Pmx*) qui représente les 5/6 de la longueur de la mâchoire (comme chez *Hoplopteryx*). Le processus alvéolaire du prémaxillaire (*pr.alv.Pmx*) est recouvert de petites dents dont l'ensemble forme une râpe ; ces dents sont seulement visibles sur une très faible hauteur en vue externe. Par contre, sur la face interne, les dents occupent une très large surface qui

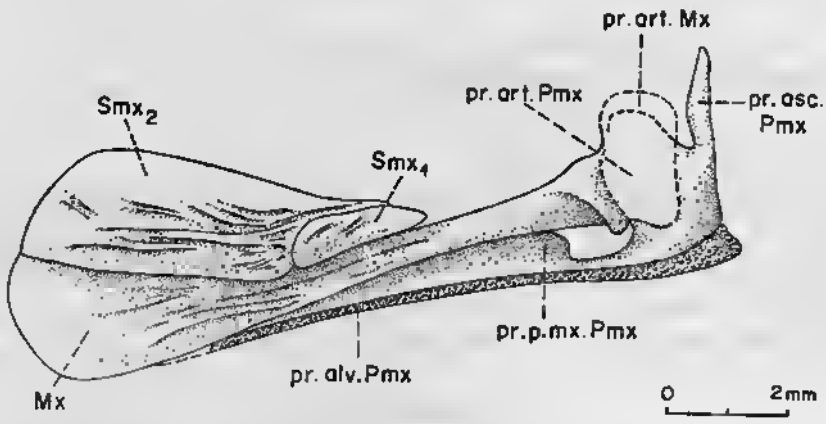


Fig. 92. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : Mâchoire supérieure. D'après les individus MNHNP.HAK-74-10 (holotype) et HAK-73-85.

Source : MNHN, Paris

s'accroît encore au niveau du processus articulaire. Le processus ascendant (*pr.asc.Pmx*), à peine plus haut que le processus articulaire (*pr.art.Pmx*), représente le tiers de la longueur du processus alvéolaire.

La plaque postérieure du maxillaire (*Mx*) est développée symétriquement par rapport à l'axe du corps de l'os, et ne s'abaisse pas en arrière du prémaxillaire. Cette plaque est ornée de quelques rides longitudinales.

Le maxillaire est surmonté par deux supramaxillaires. Le supramaxillaire antérieur (*Smx1*), petit et ovale, est longé dorsalement par un processus allongé du supramaxillaire postérieur (*Smx2*). Celui-ci, par sa forme trapézoïdale et par son ornementation, est en tous points semblable à celui d'*Hoplopteryx lewesiensis* (C. Patterson, 1964, fig. 60). La mâchoire supérieure est longue et recouvre le carré jusqu'au niveau de la gouttière du symplectique.

c) Mandibule

Elle est longue et basse (2,5 fois plus longue que haute). Le processus alvéolaire du dentaire (*pr.alv.Dent*) est couvert de petites dents semblables à celles du prémaxillaire. Il s'élargit près de la symphyse pour former une plaque qui se recourbe vers le bas sur la face externe de la mandibule, au point d'atteindre le niveau du canal mandibulaire. L'angulaire (*Ang*) s'emboîte normalement dans le dentaire. Il ne semble pas exister d'espace entre les parties supérieures de ces deux os comme c'est le cas chez *Caproberyx superbus* (C. Patterson, 1964, fig. 71). Le dermarticulaire (*Dart*), triangulaire, coiffe l'angle postéro-ventral de l'angulaire. Sa surface est ornée de quelques rides.

Toute la surface externe de la mandibule, à l'exception de l'emplacement des muscles de la lèvre, est ornée de longues stries rectilignes fines et serrées.

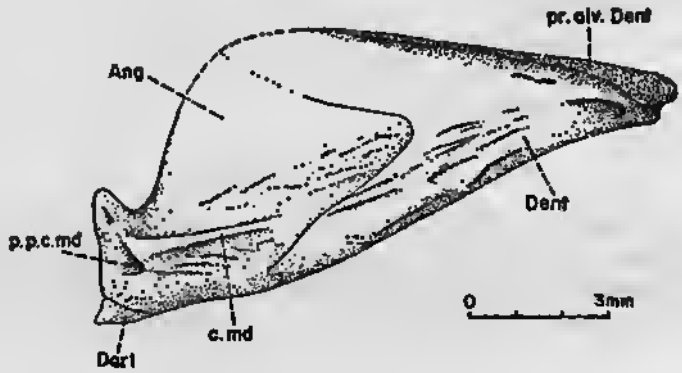


Fig. 93. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : Mâchoire inférieure.
D'après les individus MNHNP.HAK-74-10 (holotype) et MNHNP.HAK-73-85.

Le canal mandibulaire (*c.md*) est abrité dans un tube fermé sur toute la longueur de la mâchoire inférieure. Il s'ouvre par 3 pores situés sur le dentaire. Il se termine à proximité du processus rétro-articulaire par un très grand pore (*p.p.c.md*) mais qui n'atteint pas, cependant, le développement de celui de certains Trachichthyidae comme *Stichopteryx* (fig. 86).

On notera que l'articulation entre le carré et la mandibule est rejetée très en arrière puisqu'elle est située sur la verticale passant par l'extrémité postérieure de l'orbite.

d) Arc hyoïde

L'hyomandibulaire (*Hmd*) est fortement incliné vers l'avant. De la tête articulaire massive et unique, part un très fort bourrelet postérieur sur lequel s'appuie le préopercule et qui s'estompe progressivement avant de disparaître près de l'extrémité inférieure du processus descendant postérieur. Le pro-

Source : MNHN, Paris

cessus descendant antérieur est constitué par une plaque osseuse fine, assurant le contact avec le métaptérygoïde. Une large fenêtre semble exister à ce niveau.

Le symplectique (*S*) est une forte baguette arquée dont la moitié inférieure s'engage pour moitié dans la gouttière du carré.

e) appareil operculaire

Les deux branches du préopercule (*Pop*) forment entre elles un angle de 100° environ. L'ensemble de l'os est incliné vers l'avant, suivant en cela l'axe de l'hyomandibulaire. Le tiers postérieur du préopercule est ornementé de nombreuses rides légèrement ondulées, ne s'anastomosant pas entre elles et se terminant par autant de petites épines sur le bord postérieur de l'os. Aucune épine plus développée que ses voisines n'est visible à l'angle postéro-inférieur du préopercule.

Le canal préoperculaire court sous un large rebord épaissi qui, au moins à l'angle des deux branches et le long de la branche inférieure, est orné d'une série d'épines bien individualisées, larges et espacées.

L'opercule (*Op*) présente une largeur maximale située au 1/3 inférieur de sa hauteur. Le bord postérieur s'incurve ensuite à l'horizontale du processus articulaire avant de s'arrondir à nouveau plus haut. Cette forme rappelle celle observée chez *Stichocentrus* (fig. 63). Une seule écaille recouvre l'angle antéro-dorsal lisse de l'opercule (2 ou 3 écailles semblent présentes chez HAK-73-85). Le reste de la surface de l'os est orné d'une série de rides très fines qui convergent vers le processus opercularis, s'anastomosant plus ou moins au départ et se terminant par de petites épines sur le bord lisse de l'opercule.

Le sousopercule (*Sop*) est ornementé à sa partie inférieure par de longues rides en relief qui se terminent par des épines sur le bord postérieur de l'os. Au-dessus de cette région, ce bord postérieur s'incurve légèrement.

L'interopercule (*Iop*) est nettement plus long que la branche inférieure du préopercule. Il se rétrécit légèrement vers son 1/3 antérieur rappelant ainsi davantage celui de *Stichopteryx* que l'interopercule de *Stichocentrus*. Toute la surface de l'os non recouverte par le préopercule est ornée de rides légèrement sinueuses se terminant par des épines sur le bord postérieur libre.

3) Le squelette post-crânien (fig. 94)

A. — *La colonne vertébrale.*

Elle est constituée de 23 ou 24 vertèbres : 10 ou 11 abdominales et 13 postabdominales dont 4 participent au soutien des lépidotriches caudaux. Les premières épines neurales sont épaissies. Les centra sont tous plus longs que hauts.

Il existe 10 paires de côtes dont 5 articulées sur des processus transverses, visibles ventralement par rapport aux vertèbres. Les côtes conservent une longueur relativement constante qui correspond approximativement aux 2/3 de la hauteur de la cavité abdominale.

Trois épipleuraux, épais, sont visibles sur les 3 premières vertèbres abdominales. On sait que chez *Pattersonoberyx* (= *Caproberyx*) *pharsus*, C. Patterson (1967 : 101) a signalé la présence d'épipleuraux sur les 3 dernières vertèbres abdominales. En outre, des épipleuraux semblent exister sur toutes les vertèbres abdominales de *Caproberyx* (C. Patterson, 1964 : 355), tandis que *Stichocentrus liratus* en possède au moins sur les 4 dernières vertèbres abdominales (p. 89).

B. — *Les nageoires impaires.*

a) La nageoire dorsale

Elle se compose de 9 épines inclinées alternativement à droite et à gauche par rapport au plan sagittal. Leur taille croît de la première à la sixième, puis diminue progressivement. Les épines sont finement cannelées. Elles sont suivies de 9 ou 10 lépidotriches. La taille du premier lépidotriche est à

Source : MNHN, Paris

peine plus grande que celle de la 9e épine. La longueur des suivants augmente légèrement : seuls les deux derniers sont plus courts.

La nageoire dorsale est précédée de 3 prédorsaux en forme de baguettes plus ou moins larges et ondulées. La position de ces prédorsaux par rapport aux épines neurales antérieures ne paraît pas constante. 17 axonostes proximaux supportent la nageoire dorsale. Leur taille décroît du premier au dernier. Les plaques mésiales sont larges, surtout celles des premiers axonostes. Le premier axonoste supporte les deux premières épines : la formule de Smith & Bailey est donc 0 — 0 — 0 — 2 — — —

b) La nageoire anale

Elle est très reculée puisqu'elle débute à l'arrière de la nageoire dorsale. Elle devait être composée de 5 épines suivies de 8 ou 9 lépidotriches. La pénultième épine est légèrement plus développée que la dernière. Les deux premiers axonostes proximaux sont soudés en un complexe hémaxanal qui monte jusqu'aux 3/4 de la hauteur de la cavité abdominale. Outre le complexe, 11 axonostes proximaux semblent soutenir la nageoire anale.

c) La nageoire caudale (fig. 94)

Elle est écbancrée sur la moitié de sa longueur. Elle se compose de 19 lépidotriches dont 17 branchus, précédés dorsalement, par 5 rayons marginaux, dont 4 épineux, et ventralement, par 4 rayons tous épineux. On reconnaît la présence, entre les bases du lépidotriche principal non bifurqué et du premier rayon marginal dorsal qui lui est accolé, d'une fenêtre caudale de forme ovale pour l'insertion du muscle interradialis supérieur.

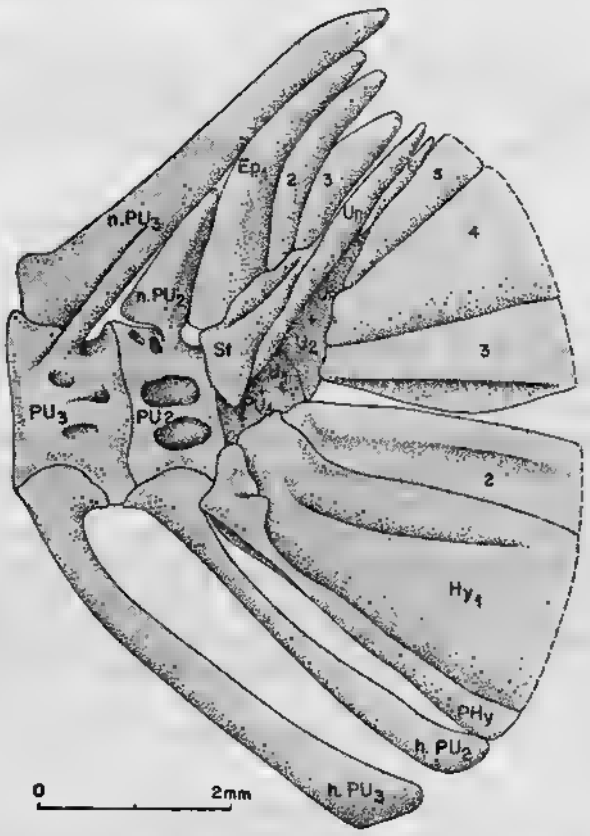


Fig. 94. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : Squelette caudal.
D'après l'individu MCZ 47.

Source : MNHN, Paris

Le squelette caudal axial est formé par 4 centra. Ce sont les vertèbres préurales 2 et 3 (*PU2* et *PU3*) ainsi que les complexes uroterminal (*PU1* + *U1*) et uropseudurostylaire (*U2* + *Ur*). Ventralement par rapport à ces centra, on trouve 6 hypuraux (le 6e très petit) (*Hy1 á 6*), un parhypural (*PHy*) et les épines hémales des vertèbres préurales 2 et 3 (*h.PU2* et *h.PU3*) longues, légèrement élargies et autogènes. Dorsalement, l'épine neurale de la vertèbre préurale 3 (*n.PU3*) est très longue et fortement élargie à sa base ; elle est soudée au centrum correspondant, de même que l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*). Celle-ci, bien développée, élargie en forme de feuille, atteint la moitié de la hauteur de l'épine neurale précédente. Tout l'espace situé entre ces deux épines neurales et l'ensemble formé par le stégural (*St*) et l'uroneural (*Un*) est occupé par 3 épuraux très larges (*Ep 1* à *3*).

C. — *Le squelette appendiculaire* (fig. 91).

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales

Le supratemporal (*Stp*) est crescentiforme, son bord antérieur étant recourbé sur lui-même au-dessus du canal sensoriel. Ce rebord est orné de denticules tuberculés.

Le posttemporal (*Pt*) est caractérisé par ses deux branches inégales (la branche supérieure étant la plus grande) reliées entre elles par une plaque ovale ornée de rides perpendiculaires à son bord postérieur.

Le supracleithrum (*SCl*) est en partie caché par l'opercule. Il est orné de fines rides sinueuses obliques par rapport au bord postérieur.

Le cleithrum (*Cl*) présente sur sa plaque supérieure la même ornementation de rides sinueuses et anastomosées. La branche inférieure, repliée sur elle-même, présente une partie latéro-externe très large (plus large que la branche supérieure elle-même).

Le postcleithrum (*PCl.v* et *d*) est très fort. La pointe proximale du postcleithrum ventral atteint les lépidotriches pelviens nettement en arrière de leur origine.

Un foramen relativement petit, perfore la scapula (*Sca*).

Le coracoïde (*Cor*) est caractérisé par un processus antérieur long et puissant qui s'attache par son extrémité ventrale à la pointe inférieure du cleithrum.

Les nageoires pectorales se composent de 10 ou 11 lépidotriches dont la longueur est inconnue.

b) Ceinture et nageoires pelviennes

Les os pelviens, triangulaires, sont appliqués par tout leur bord antéro-dorsal contre le processus antérieur des coracoïdes. Les extrémités des os pelviens, des coracoïdes et des cleithra convergent vers le même point. La position de la ceinture pelvienne semble très avancée.

Les nageoires pelviennes comprennent 1 épine et 6 lépidotriches. L'épine, longue et robuste, a la même taille que la plus grande épine dorsale. La longueur des lépidotriches demeure inconnue.

4) Les écailles

Les écailles, grandes, sont cténoïdes. Leur bord externe est très finement dentelé tandis qu'une série de petites rides orne la partie postérieure du champ externe. Il semble que les écailles situées à l'arrière du toit crânien (près de la fosse supratemporale) et dans la région abdominale, présentent plusieurs séries de petites épines sur cette partie postérieure.

Toute la joue est recouverte d'écailles. 1 à 3 écailles sont présentes sur l'angle antéro-dorsal de l'opercule. Il n'y a pas d'écussons ventraux.

Les nageoires dorsale et anale sont recouvertes par des écailles jusqu'à mi-hauteur de leurs épines et sur l'article basal de leurs lépidotriches.

Source : MNHN, Paris

III. — *Affinités*

Comme *Pattersonoberyx*, le genre *Plesioberyx* ne s'intègre pas parfaitement au sein des Trachichthyidae ou des Holocentridae. C'est ainsi qu'il possède les spécialisations suivantes caractérisant les Trachichthyidae (ou plus exactement les Lissoberycinae) :

1) large fosse supratemporale,
2) extension des dents mandibulaires à l'extérieur de la mandibule au niveau de la sympbyse,
3) nageoires pelviennes comprenant 1 épine et 6 rayons,
4) développement du prémaxillaire qui exclut le maxillaire de la bouche,
5) fixation des os pelviens sur les cleithra au-dessous des processus antérieurs des coracoïdes.

Plesioberyx possède également certaines spécialisations propres aux Holocentridae (ou plus exactement aux Caproberycinae). Ce sont :

1) tendance à l'encastrement du second infraorbital dans une encoche du lacrymal,
2) développement d'un nombre important d'épines à la nageoire dorsale,
3) développement du méplat suboculaire le long des infraorbitaux 2 à 5.

Comme les Holocentridae, *Plesioberyx* conserve certains caractères primitifs. Ce sont :

1) présence d'un antorbital et d'un orbitosphénoïde (ce dernier a disparu chez les Lissoberycinae),
2) taille relativement faible des nasaux,
3) canal mandibulaire fermé, ne s'ouvrant que par quelques pores de taille réduite,
4) présence d'épipleuraux.

On peut donc remarquer les faits suivants :

— *Plesioberyx* possède des caractères spécialisés propres aux Trachichthyidae.
— Il lui manque, par contre, certains de ces caractères comme le développement de cavités mucipares.
— Il présente en outre certains caractères spécialisés des Holocentridae (forme du lacrymal, nombre des épines dorsales) que ne possèdent pas les Trachichthyidae.
— Enfin, *Plesioberyx* conserve, comme les Holocentridae, certains caractères primitifs perdus totalement ou partiellement par les Trachichthyidae (antorbital, épipleuraux...).

Plesioberyx doit donc être placé sur une lignée séparée précocement des Lissoberycinae et des Trachichtbyinae.

Genre CRYPTOBERYX M. Gaudant

I. — *Analyse taxonomique*

1967 — *LISSOBERYX*, C. Patterson, p. 73, *pro parte*
1978d — *CRYPTOBERYX*, M. Gaudant, pp. 787-791, Pl. 1.

Diagnose : Très petit poisson de longueur standard inférieure à 25 mm. Hauteur maximale du tronc représentant moins des 2/5 de la longueur standard. Os de la tête lisses, sans ornementation ni serration à l'exception (?) du bord postérieur du préopercule et de l'interopercule. Frontaux développés vers l'arrière, sans cavités mucipares. Orbitosphénoïde absent. Premier infraorbital ou lacrymal ne

Source : MNHN, Paris

s'étendant pas vers l'arrière en dessous du second infraorbital. Méplat suboculaire développé le long de tous les infraorbitaux. Plaque postéro-inférieure du maxillaire développée en arrière du prémaxillaire. Bord alvéolaire du dentaire ne s'étendant pas vers l'extérieur au niveau de la symphyse. Colonne vertébrale composée de 21 ou 23 vertèbres (9 + 12 ou 9 + 14). Nageoire dorsale à 4 ou 5 épines suivies de 9 lépidotriches. Nageoire anale à 3 ou 4 épines suivies de 7-8 lépidotriches. Nageoire caudale très courte. Écailles cténoïdes.

Espèce-type : *Cryptoberyx minimus* M. Gaudant du Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

CRYPTOBERYX minimus M. Gaudant

Pl. XXIX, fig. 1, 2, 3

1967 — *Lissoberyx dayi* (A. S. Woodward), C. Patterson, (*pro parte*), p. 73, Pl. IV, fig. 1.

1978d — *Cryptoberyx minimus* : M. Gaudant, pp. 787-789, Pl. I.

Diagnose : *Cryptoberyx* caractérisé par ses os crâniens parfaitement lisses. Colonne vertébrale composée de 23 vertèbres dont 14 postabdominales. Nageoire dorsale à 5 épines suivies de 9 lépidotriches. Nageoire anale à 4 épines et 7-8 lépidotriches.

Holotype : N° HDJ-73-115 conservé au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (Coll. M. Gaudant). Individu inclus dans la résine et préparé à l'acide.

Matériel : N° 107578 de l'American University of Beirut (Liban).

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban).

Formules :

C.V = 9 + 14 (4)
D = V + 9 / (14)
A = IV + 7-8 / (10)
Pect = 11
Pelv = I + ?
Caud = (IV + 2) + I + 9-8 + I + (V + 1)
Smith & Bailey = Holotype : 0 — 0 — 0 — 1 — — —
AUB. 107578 : 0 — 0 — 1 — — —

Mensurations : (en mm)

	L. T	L. st	H. tr	L. tête	H. tête	L. a. D	L. a. A
HDJ-73-115 (holotype)	30	24	9,5	9	9	11	19
107578	—	—	13	10	—	13	20

II. — *Description anatomique*

1) Forme générale du corps

Petit poisson de forme allongée dont la hauteur maximale du tronc représente à peine les 2/5 de la longueur standard. La partie antérieure de la nageoire dorsale est située légèrement en avant de l'insertion des nageoires pectorales, tandis que la nageoire anale débute en arrière de la fin de la nageoire dorsale. La nageoire caudale, homocerque, est petite et peu échancrée.

Source : MNHN, Paris

2) Description de la tête (fig. 95, 96)

A. — *Le neurocrâne.*

A la partie antérieure du neurocrâne, les nasaux (*Na*), simples lames osseuses peu repliées sur elles-mêmes, sont deux fois plus longs que larges. Ils ne sont pas soudés aux frontaux, mais devaient être reliés par des ligaments.

En arrière des nasaux, les frontaux (*Fr*) constituent la majeure partie du toit crânien. Ils sont larges et plats et, contrairement à ce qui a pu être observé chez *Lissoberyx* (fig. 71, 73), ils s'étendent loin en arrière, ressemblant davantage de ce fait à ceux de *Stichocentrus* (fig. 63). Comme chez ce genre, le canal sensoriel court d'abord dans une large gouttière qui débute au-dessus des sphénotiques et longe le rebord osseux en visière des frontaux, situé au-dessus de l'orbite. Il se divise en 2 branches qui s'enfoncent dans des canaux fermés ; l'un de ceux-ci part en direction du pariétal et s'ouvre peu après par un large pore rond ; l'autre poursuit son trajet au-dessus de l'orbite et se divise de nouveau en 2 ; le canalicule issu de la première dichotomie se dirige vers son homologue et sort au niveau d'un orifice allongé situé dans une dépression ; une seconde dichotomie donne naissance à un canalicule qui se dirige vers l'orbite tandis que le canal sensoriel principal pénètre dans les nasaux.

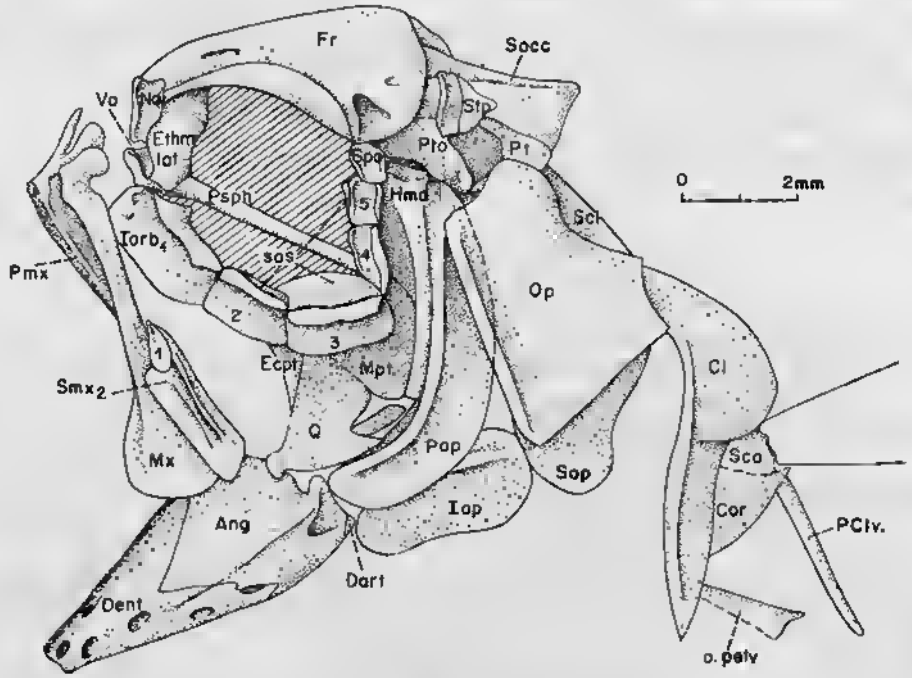


Fig. 95. — *Cryptoberyx minimus* nov. gen. nov. sp. : Vue d'ensemble de la tête.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-115 (holotype).

En arrière des frontaux, les pariétaux (*Pa*), séparés par le supra occipital (*Socc*), entrent en contact avec les ptérotiques (*Pto*) et forment un toit étroit au-dessus de la fosse posttemporale.

Le supraoccipital présente une crête à renflement antérieur. Elle s'élève à partir d'une petite fosse supratemporale, très différente de celle observée chez *Lissoberyx*. Le bourrelet antérieur de la crête supraoccipitale est en position couchée et se situe dans le prolongement exact du toit crânien.

Les ptérotiques (*Pto*) entrent en contact avec les pariétaux au-dessus de la fosse posttemporale. Le long de son bord inférieur, le ptérotique développe une plaque osseuse fine, légèrement recourbée sur elle-même, limitant ainsi le passage du canal sensoriel.

Source : MNHN, Paris

Les sphénotiques (*Spo*) courts et trapus sont faiblement repliés sur eux-mêmes, assurant le passage du canal supraorbitaire en direction de la série infraorbitaire.

L'orbite est limitée antérieurement par les ethmoïdes latéraux (*Ethm.lat*) très développés. Ventralement, le parasphénoïde (*Psph*) traverse l'orbite dans son 1/3 inférieur et ne semble pas présenter d'expansions latérales. Il est doublé antérieurement par le vomer (*Vo*) dont les deux ailes latérales, ondulées, participent à l'articulation des lacrymaux et des maxillaires (par l'intermédiaire de leurs processus articulaires).

Aucune trace d'orbitosphénoïde n'est visible à l'intérieur de l'orbite, de même que chez *Lissoberyx* (p. 103).

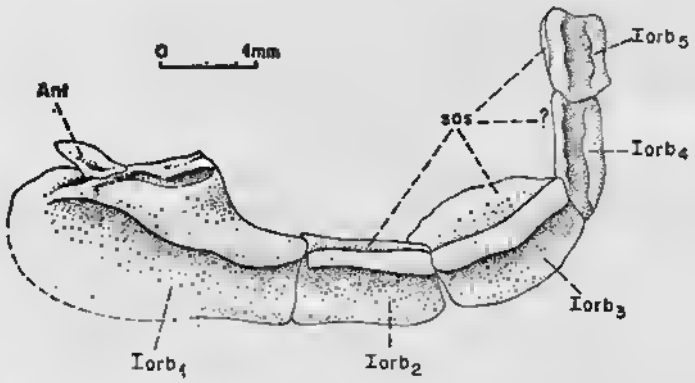


Fig. 96. — *Cryptoberyx minimus* nov. gen. nov. sp. : Série infraorbitaire.
D'après l'individu MNHNP.HDJ-73-115 (holotype).

La série infraorbitaire comprend les 5 os habituels. Tous les infraorbitaux (*Iorb 1 à 5*) sont hauts (de même hauteur que le lacrymal) et présentent un large rebord recouvrant la gouttière du canal sensoriel. Aucune serration ou ride n'orne ces os. Les infraorbitaux 4 et 5 sont de simples replis sur eux-mêmes de plaques osseuses fines.

Un méplat suboculaire (*sos*) existe, au moins le long des infraorbitaux 1, 2 et 3. Il semble être présent sur l'infraorbital 5, ce qui implique qu'il existait également très probablement sur l'infraorbital 4. Le méplat suboculaire de l'infraorbital 3, très large, rappelle celui de *Stichocentrus*.

B. — *Le splanchnocrâne* (fig. 95).

a) Région ptérygo-carrée

Le carré (*Q*) est fortement échancré au niveau de la gouttière du symplectique.

L'ectoptérygoïde (*Ecpt*), très petit, crescentiforme, possède deux branches sensiblement égales. Il longe le carré sur la moitié seulement du bord antérieur de celui-ci. Il n'est pas possible de savoir s'il était denté.

Les limites du dermopalatin sont impossibles à discerner.

b) Mâchoire supérieure

Elle est caractérisée par un prémaxillaire (*Pmx*) court dont le processus alvéolaire représente à peine plus de la moitié de la longueur de la mâchoire. Le processus ascendant, nettement plus grand que le processus articulaire (*pr.art.Pmx*), a une longueur égale à la moitié de celle du processus alvéolaire. Ce dernier est recouvert de petites dents dont l'ensemble forme une râpe.

Le maxillaire (*Mx*) s'étend largement en arrière du prémaxillaire par une plaque arrondie, mais

Source : MNHN, Paris

il ne porte pas de dents. Il est surmonté par deux supramaxillaires. Le supramaxillaire antérieur (*Smx1*), petit, est en forme d'amande. Son bord supérieur est longé par un fin processus du supramaxillaire postérieur (*Smx2*). Ce processus se prolonge vers l'arrière, à la surface du supramaxillaire postérieur, par un fin bourrelet continu.

c) Mandibule

Elle est plus de deux fois plus longue que haute. Contrairement à ce qui s'observe chez *Lissoberyx dayi*, le bord alvéolaire du dentaire ne s'épaissit pas au niveau de la symphyse mais forme un bourrelet qui surplombe toute la longueur du corps de l'os du dentaire. Une dépression allongée, située peu en arrière de la symphyse, sous le processus alvéolaire du dentaire, correspond à l'insertion des ligaments de la « lèvre ». L'angulaire (*Ang*) ne présente pas de particularité notable. Le canal mandibulaire court, comme chez *Lissoberyx*, dans un canal fermé mais s'ouvrant ici par 4 gros pores situés sur le dentaire et par 1 pore prenant place à la limite entre dentaire et angulaire. Le canal se termine postérieurement par une très large ouverture en V couché.

d) Arc hyoïde et rayons branchiostèges

L'hyomandibulaire (*Hmd*), à tête unique, s'articule uniquement avec le ptérotique. Un fort bourrelet part de la tête et descend le long du processus postérieur qu'il constitue bientôt à lui seul. Ce processus est concave vers l'avant.

Le symplectique (*S*) fait suite normalement à ce processus.

Le cératohyal distal (*CHy2*) présente une forme classique en sablier. Il est largement perforé en son centre au niveau de la gouttière pour l'artère hyoïdienne. 7 rayons branchiostèges, seulement, s'articulent à l'ensemble des cératohyaux.

e) Appareil operculaire

Le préopercule (*Pop*) est crescentiforme. Son bord postérieur présente quelques très légères dentelures. Le bord antérieur de sa branche verticale est faiblement concave car il longe le bourrelet accolé au processus postérieur de l'hyomandibulaire.

Bien qu'ayant des limites postérieures relativement peu précises, l'opercule (*Op*) semble néanmoins présenter une largeur maximale au-dessous de sa mi-hauteur. Au-dessus de l'avancée supérieure du bord postérieur, l'opercule se creuse fortement comme le font ceux de *Stichocentrus* et de *Stichopteryx*.

Aucune trace d'écaille n'est observable à la surface de l'opercule de l'holotype. Néanmoins, le spécimen AUB. 107578 présente effectivement de grosses écailles le long du bord antérieur de cet os. Nous n'avons pas pu trouver trace des 4 autres petites écailles proches du bord postérieur décrites par C. Patterson (1967 : 77).

Le sousopercule (*Sop*), fortement renflé à sa base, possède un bord postérieur parfaitement lisse. Aucune épine n'orne sa surface.

L'interopercule (*Iop*), assez haut à sa partie postérieure, est légèrement excavé au milieu de son bord inférieur, comme chez *Stichocentrus*. Toutefois, aucune épine ou ride n'y est observable. Un fort bourrelet longe le bord supérieur de l'interopercule.

3) Description du squelette post-crânien (fig. 97)

A. — *La colonne vertébrale.*

Elle se compose de 23 vertèbres : 9 abdominales et 14 postabdominales, dont 4 soutiennent les lépidotriches de la nageoire caudale. Les vertèbres sont toutes plus longues que hautes.

Les vertèbres abdominales, à l'exception de la première, portent toutes une paire de côtes dont l'extrémité atteint le 1/3 inférieur de la hauteur de la cavité abdominale. Les 3 premières paires de côtes sont sessiles et s'articulent très haut, latéralement, sur les centra ; les 5 suivantes s'articulent sur des

Source : MNHN, Paris

processus de longueur croissante. La longueur des épines neurales des vertèbres abdominales varie peu ; celle des épines neurales des vertèbres postabdominales diminue régulièrement vers l'arrière.

Il n'y a ni épineuraux ni épipleuraux.

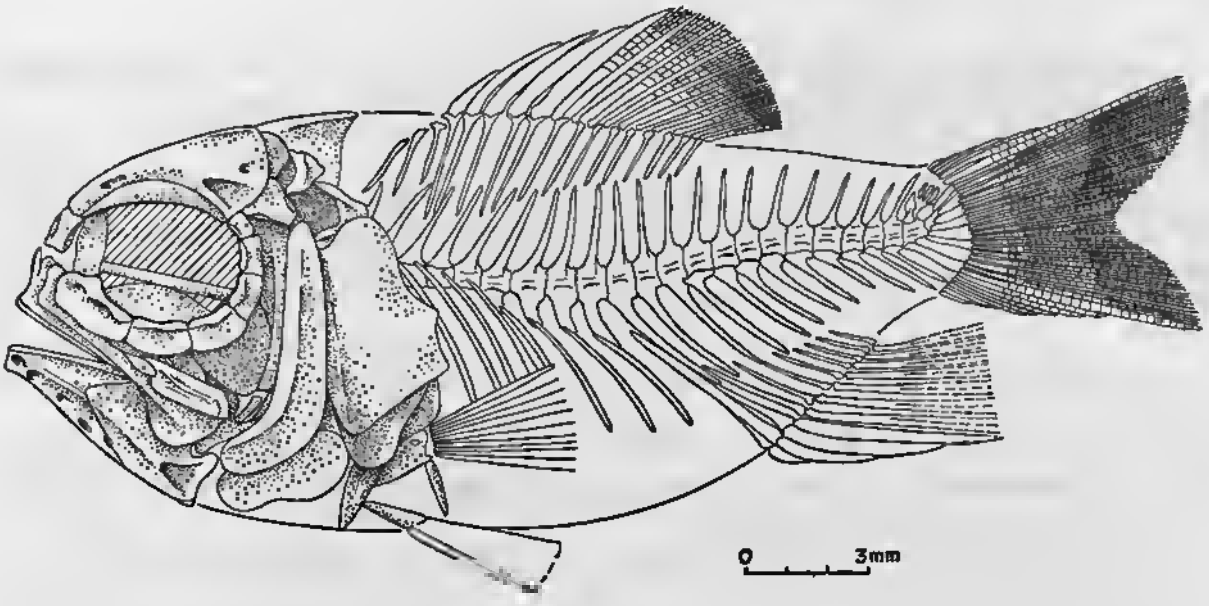


Fig. 97. — *Cryptoberyx minimus* nov. gen. nov. sp. : Reconstitution générale.

B. — *Les nageoires impaires.*

a) La nageoire dorsale

Elle débute sur la verticale de la 4e vertèbre abdominale, légèrement en avant de la verticale passant par l'origine des nageoires pectorales.

Elle se compose de 5 épines, fortes et lisses, non inclinées alternativement à droite et à gauche, de longueur croissante, suivies de 9 rayons articulés et bifurqués. La longueur du plus grand lépidotriche (le premier) n'excède pratiquement pas celle de la dernière épine. La base de la nageoire dorsale se termine au niveau de la 4e vertèbre postabdominale.

Elle est précédée, chez l'holotype, de 3 prédorsaux de longueur décroissante (2 seulement d'après C. Patterson chez l'individu AUB 107578). Les extrémités distales de ces prédorsaux, notamment le 3e, sont en forme de crochet. Le premier prédorsal est inséré entre la première et la seconde épine neurale. 14 axonostes proximaux supportent la nageoire dorsale. Le premier axonoste s'insère entre la seconde et la 3e épine neurale, comme chez *Lissoberyx*.

b) La nageoire anale

Débutant sur la verticale passant par la fin de la 5e vertèbre postabdominale (donc après la fin de la nageoire dorsale), elle est constituée de 4 épines suivies de 8 rayons articulés et bifurqués (chez l'individu AUB. 107578, elle débute peu avant la fin de la nageoire dorsale). La première épine est très petite. La pénultième, moins longue que la dernière, est cependant légèrement plus large comme chez de nombreux Holocentridae. Les épines sont très serrées les unes contre les autres. La dernière épine est plus longue que la plus grande épine dorsale ; placée parallèlement au corps de l'animal, son extrémité distale dépasse la verticale passant par l'extrémité postérieure des hypuraux de la nageoire caudale. La nageoire anale se termine sur la verticale de la 10e vertèbre postabdominale. Elle est suppor-

Source : MNHN, Paris

tée par 10 axonostes proximaux, le premier résultant en fait de la soudure plus ou moins complète des deux premiers. Ce complexe s'accole à l'épine hémale de la première vertèbre postabdominale sur plus de la moitié de la bauteur de celle-ci.

c) La nageoire caudale

Elle est composée de 19 lépidotriches principaux dont 17 branchus, précédés par 6 rayons marginaux dorsaux (4 épineux et 2 articulés) et ventraux (dont 5 épineux et 1 articulé).

Entre le dernier rayon marginal dorsal et le lépidotriche principal dorsal non bifurqué, on observe une fenêtre caudale pour l'insertion du muscle interradialis supérieur (R. Winterbottom, 1973).

Difficilement étudiable, le squelette caudal axial paraît semblable à celui de l'individu AUB. 108926 (= *Lissoberyx*), représenté par C. Patterson (1968, fig. 17). Il semble néanmoins que l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) soit plus développée et s'engage plus profondément entre l'épine neurale précédente (*n.PU3*) et le premier épural (*EpI*).

C. — *Le squelette appendiculaire* (fig. 95, 97).

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales

Le supratemporal (*Stp*), petit, présente un bord postérieur saillant tandis qu'une profonde gouttière limite son bord antérieur incurvé.

Le posttemporal (*Pt*), fourchu, est très mal conservé et ne peut être correctement décrit.

Le supracleithrum (*SCl*), rectiligne, est allongé.

Le cleithrum (*Cl*), dont les deux branches ont une longueur sensiblement égale, présente un fort bourrelet antérieur.

L'ensemble scapula (*Sca*)-coracoïde (*Cor*) est mal conservé. Le processus antérieur du coracoïde, très petit, s'attache à la branche inférieure du cleithrum aux 2/5 environ de la bauteur de celle-ci.

Seule, la partie ventrale du postcleithrum ventral (*PCl.v*) est visible. Elle est relativement longue et robuste et atteint presque la ligne ventrale du corps.

Les nageoires pectorales, assez courtes, sont composées de 11 lépidotriches.

b) Ceinture et nageoires pelviennes

Les os pelviens (*o.pelv*) s'attachent directement au cleithrum en un point situé nettement endessous des processus antérieurs des coracoïdes.

Les nageoires pelviennes possèdent une épine mais le nombre de leurs rayons articulés demeure inconnu.

4) Les écailles

Très mal conservées, elles devaient être très fines. Il semble qu'elles étaient faiblement cténoïdes au moins dans la région située entre les nageoires pelviennes et la nageoire anale.

III. — *Affinités du genre* Cryptoberyx

L'étude anatomique de *Cryptoberyx* a montré les affinités composites de ce genre. C'est ainsi que *Cryptoberyx* se rapproche des Trachichthyidae et plus particulièrement des Lissoberycinae par les caractères suivants :

1) nageoire dorsale comprenant un faible nombre d'épines (5), situées dans le plan sagittal,
2) absence d'épipleuraux,
3) absence (?) de l'orbitosphénoïde,

Source : MNHN, Paris

4) pore postérieur du canal mandibulaire largement ouvert en V,
5) opercule en partie recouvert d'écailles.

Par contre, *Cryptoberyx* est moins spécialisé que les représentants de cette sous-famille par :

1) l'absence de cavités mucipares,
2) un maxillaire développé vers le bas, en arrière d'un prémaxillaire très court,
3) l'absence de dents sur le rebord externe de la mandibule au niveau de la symphyse,
4) un opercule dont le bord postérieur ne présente pas d'épine (bien que ce caractère puisse le rapprocher de certains Trachichthyidae sénoniens comme *Acrogaster* et turoniens comme *Hoplopteryx*).

Il est intéressant de remarquer que les caractères précédents, qui séparent *Cryptoberyx* des Lissoberycinae, le rapprochent par contre des Holocentridae (et plus particulièrement des Caproberycinae). A ces caractères peuvent s'ajouter les trois suivants :

1) méplat suboculaire développé le long de tous les infraorbitaux,
2) fosse supratemporale peu développée,
3) développement des frontaux vers l'arrière (néanmoins, ce caractère est moins accusé que chez les Caproberycinae puisque — et c'est là un détail séparant *Cryptoberyx* de cette sous-famille — le contact entre les pariétaux et les ptérotiques est encore visible au-dessus de la fosse posttemporale ; les frontaux ne sont donc pas excessivement développés vers l'arrière).

Par ailleurs, *Cryptoberyx* ne possède pas les spécialisations suivantes caractérisant les Holocentridae :

1) augmentation du nombre d'épines à la nageoire dorsale, celles-ci étant placées dans deux plans,
2) élargissement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 4 (ou 5),
3) développement plus important de la pénultième épine anale,
4) ornementation des os formée de rides, épines et tubercules,
5) hauteur plus grande du lacrymal, par rapport aux autres infraorbitaux.

Cryptoberyx, enfin, se distingue des deux lignées crétacées conduisant aux Holocentridae et aux Trachichthyidae par l'absence de développement du premier infraorbital au-dessous du second (caractère que l'on retrouve chez les formes actuelles) et par la possession, semble-t-il, de 7 rayons branchiostèges seulement (au lieu de 8).

En conclusion, il semble possible de placer *Cryptoberyx* à proximité du point de divergence des Trachichthyidae et des Holocentridae. Ce point sera à nouveau discuté ultérieurement, lorsque seront envisagées les relations phylogénétiques des Acanthoptérygiens crétacés (mémoire en préparation).

CONCLUSIONS

L'étude anatomique des Poissons du Cénomanien du Liban, placés jusqu'à présent dans les Acanthoptérygiens, permet de cerner les problèmes des relations phylogénétiques des genres et des familles considérées. Ces relations, déjà sommairement exposées (M. Gaudant, 1979), font l'objet d'un travail de synthèse qui sera publié séparément. Néanmoins, il est possible de considérer que :

1) Les deux familles des Pharmacichthyidae et des Aipichthyidae doivent être retirées des Acanthoptérygiens. La première doit être séparée très tôt du stock basal des Eurypterygii, tandis que la seconde semble devoir se placer dans les Paracanthoptérygiens (bien que la monophylie de ce groupe ne repose, pour l'instant, que sur une synapomorphie qui peut être sujet à controverse ; M. Gaudant, 1979).

Source : MNHN, Paris

2) Les Pycnosteroididae ne peuvent plus être rattachés aux deux familles précédentes mais doivent au contraire être rapprochées des Holocentridae.

3) Au Cénomanien, l'ordre des Béryciformes comprend les Trachichthyidae, les Holocentridae et les Pycnosteroididae (il faut rajouter à ces trois familles celle des Caproidae dont le plus ancien représentant vient d'être découvert dans le Crétacé de Hadjula au Liban ; M. GAYET, 1980b et sous-presse).

4) Au sein des Trachichthyidae, le genre *Lissoberyx* Patterson est redéfini ; une partie de son hypodigme appartient en réalité à un autre genre *Cryptoberyx* M. Gaudant. Une troisième espèce de *Lissoberyx* est créée *L. denticulatus* nov. ; elle provient, comme les deux autres déjà connues, *L. dayi* (Woodward) et *L. arambourgi* M. Gaudant, de Hakel. En outre, le nouveau genre *Libanoberyx*, ayant pour unique espèce *L. spinosus*, est érigé à côté de *Lissoberyx*, tandis que *Stichocentrus* M. Gaudant est réétudié. Deux sous-familles sont créées : la sous-famille des Lissoberycinae (cénomanienne) qui s'oppose à celle des Trachichthyinae (sénonienne-actuelle).

5) Au sein des Holocentridae, seul le genre *Stichocentrus* Patterson est connu dans le Cénomanien du Liban. Il est représenté par 3 espèces : *S. liratus* Patterson, *S. elegans* M. Gaudant et *S. spinulosus* nov.

6) Trois genres enfin, restent *incertae sedis* :

— *Pattersonoberyx* nov. gen. créé pour l'espèce *Caproberyx pharsus* Patterson, est à rapprocher de la famille des Trachichthyidae.

— Il en est de même du genre nouveau *Plesioberyx* représenté par deux espèces : *P. maximus* et *P. discoides*.

— Quant au genre *Cryptoberyx* M. Gaudant (*C. minimus* nov. sp.), il n'a pas été possible de le placer sur aucune des deux lignées conduisant aux Holocentridae et aux Trachichthyidae.

[Dessins de F. Pilard et D. Molez. Photos de D. Serrette et R. Kandaroun].

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Agassiz L., 1833-44. — *Recherches sur les Poissons fossiles*, 5 vol., 1420 p., 396 pl., Petitpierre Ed., Neuchâtel.

Arambourg C., 1927. — Les Poissons fossiles d'Oran. *Mat. Carte Géol. Algérie*, sér. 1, *Paléont.*, t. 6, (2 vol.), pp. 1-298, 48 fig., 7 tabl., 46 pl., Alger.

Bardack D., 1976. — Paracanthopterygian and Acanthopterygian Fishes from the Upper Cretaceous of Kansas. *Fieldiana Geol.*, vol. 33, n° 20, pp. 355-374, 9 fig., Chicago.

Bassani F., 1911. — Sopra un Bericidae del calcare miocenico di Lecce, di Rosignano piemonte e di Malta. *Atti della Reale Accad. dell Sc. fisiche e mat. di Napoli*. vol. 15, ser. 2, pp. 1-13, 2 pl., Napoli.

Bassani F., 1915. — La Ittiofauna della pietra leccese (Terra d'Otranto). *Atti della Reale Acad. dell Sc. fisiche e mat. di Napoli*, vol. 16, ser. 2a, n° 4, pp. 1-50, 4 pl., Napoli.

Berg L. S., 1940. — A classification of fishes both recent and fossil. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. URSS*, vol. 5, fasc. 2, pp. 87-517, 190 fig., Moscou.

Bertin L. & Arambourg C., 1958. — Super ordre des Téléostéens (Teleostei) ; *In* P. P. Grassé (éd.), *Traité de Zoologie*, vol. 16, fasc. III, pp. 2204-2500, fig. 1561-1788, Masson & Cie, Paris.

Bleeker P., 1859. — Enumeratio specierum piscium hujusque in Archipelago Indico observatarum. *Act. Soc. Sci. Indo-Neerl.*, vol. 6, pp. 1-276, Batavia.

Blot J., 1968. — Le squelette interne de la nageoire anale et ses relations avec le squelette axial. *C. R. Acad. Sci.*, t. 266, sér. D, pp. 1943-1946, Paris.

Boulenger G. A., 1904. — Teleostei (Systematic part), pp. 541-727, fig. 325-440, in *Cambridge Natural History*, vol. 7, Macmillan & Co, London.

Conrad G. M., 1941. — A fossil squirrel-fish from the Upper Eocene of Florida. *Geol. Bull. Dept. Conservation, Florida*, Tallahassee, vol. 22, pp. 5-25, 3 pl.

Danil'Chenko P. G., 1960. — Bony fishes of the Maikop deposits of the Caucasus (traduit du russe). *Trud. Pal. Inst. Akad. Nauk. SSSR*, t. 78, pp. 1-238, 32 fig., 28 pl., Moscou.

Davis J. W., 1887. — The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon, in Syria, *Sci. Trans. R. Dublin Soc.*, vol. 4, part II, pp. 457-636, 25 pl., Dublin.

Dixon F., 1850. — *The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex*, pp. 1-422, 40 pl., F. Dixon Ed., London.

Dunkle D. H. & Olsen S. J., 1959. — Description of a Beryciform Fish from the Oligocene of Florida. *Florida Geol. Surv.*, n° 2, paper n° 3, pp. 1-20, 4 fig.

Gaudant M., 1969. — Sur quelques nouveaux poissons hérycoïdes crétacés du Mont Liban. *Notes et Mém. sur le Moyen Orient*, t. 10, pp. 273-284, 9 fig., 3 tabl., Paris.

Gaudant M., 1978a. — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons téléostéens) du Cénomanien du Liban. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, sér. C, *Sc. de la Terre*, t. 61, pp. 1-124, 57 fig., 10 tabl., 10 pl., Paris.

Gaudant M., 1978b. — Nouvelles observations sur l'anatomie et sur la position systématique d'un poisson téléostéen du Cénomanien du Liban : *Pateroperca* Woodward. *Géobios*, n° 11, fasc. 2, 10 fig., 2 pl., pp. 189-211, Lyon.

Gaudant M., 1978c. — Contribution à la révision des poissons crétacés du Jbel Tselfat (Maroc). Première partie : les Acanthoptérygiens. *Notes et Mém. Serv. Géol. Maroc*, t. 39, n° 272, pp. 79-124, 21 fig., 3 pl., Rabat.

Gaudant M., 1978d. — Implications taxonomiques du caractère composite de l'hypodigme du genre *Lissoberyx* Patterson (Poisson téléostéen, Béryciforme) : *Cryptoberyx*. *Géobios*, n° 11, fasc. 5, pp. 787-791, 1 pl., Lyon.

Source : MNHN, Paris

Gaunant M., 1979. — Recherches sur les relations phylogénétiques de certains Poissons Eurypterygii du Crétacé de la Mésogée occidentale. *C.R. Acad. Sc.*, t. 288, ser. D, pp. 1047-1050, Paris.

Gayet M., 1980a. — Sur la découverte dans le Crétacé de Hadjula (Liban) du plus ancien Caproidae connu. *C.R. Acad. Sc.*, t. 288, sér. D, pp. 447-448, Paris.

Gayet M., 1980b. — Étude anatomique et systématique des Poissons téléostéens du Cénomanien des Monts de Judée, anciennement placés dans les Béryciformes. *Ann. Paléont.* Vert., vol. 66, fasc. 2, pp. 75-119, 20 fig., 5 pl., Paris.

Gayet M., (*sous presse*). — Étude anatomique et phylogénétique de *Microcapros* (Poisson téléostéen, Caproidae) du Cénomanien de Hadjula (Liban). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* Sect. C, *Sc. de la Terre*, sér. 4, t. 2, n° 3, pp. 90-101, 2 fig., 1 pl., Paris.

Gayet M., (sous presse) — Relations phylogénétiques des Poissons Eurypterygii non Acanthomorpha. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* Sect. C, *Sc. de la Terre*, 21 p. dact. Paris.

Greenwood P. H., Rosen D. E., Weitzman S. H. & Myers G. S., 1966. — Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, vol. 151, pp. 339-456, pl. 21-23, 32 diagrammes, New-York.

Greenwoon P. H., Myers G. S., Rosen D. E. & Weitzman S. H., 1967. — Named main divisions of teleostean fishes. *Proc. Biol. Soc. Washington*, vol. 80, pp. 227-228, Washington.

Gregory W. K., 1933. — Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms. *Trans. Amer. Phil. Soc. Philadelphia*, vol. 23, art. 11, pp. 75-481, 302 fig., Philadelphia.

Hay O. P., 1903. — On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with a description of four new genera and nineteen new species. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, vol. 19, pp. 395-452, 14 pl., New York.

Hussakof L., 1929. — A new teleostean fish from the Niobrara of Kansas. *Amer. Mus. Nov.*, n° 357, pp. 1-4, 2 fig., New-York.

Le Danois E. & Le Danois Y., 1964. — L'ordre des Scombres. *Mém. Inst. Fr. Afr. noire*, vol. 68, pp. 153-192, 19 fig., Dakar.

Monon Th., 1968. — Le complexe urophore des Poissons téléostéens. *Mém. Inst. Fr. Afr. noire*, n° 81, pp. 1-705, 789 fig., 3 tabl., Dakar.

Nelson G. J., 1955. — The morphology of the Swim-Bladder and Auditory Bulla in tbe Holocentridae. *Fieldiana, Zool*, vol. 37, pp. 121-130, 3 pl. Chicago.

Nelson G. J., 1969. — Gill arches and the phylogeny of Fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, vol. 141, (4), pp. 475-552, New-York.

Patterson C., 1964. — A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Phil. Trans. Roy. Soc. of London*, Biol. Sc., ser. B, n° 739, vol. 247, pp. 213-482, 4 pl., London.

Patterson C., 1967. — New Cretaceous berycoid fishes from the Lebanon. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), *Geology*, vol. 14, n° 3, pp. 1-109, 4 pl., London.

Patterson C., 1968. — The caudal skeleton in mesozoic acanthopterygian fishes. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*) *Geology*, vol. 17, n° 2, pp. 1-102, 28 fig., 5 pl., London.

Pictet F. J., 1850. — Description de quelques poissons fossiles du Mont Liban. *Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat.*, t. 12, pp. 274-333, 10 pl., Genève.

Pictet F. J. & Humbert A., 1866. — *Nouvelles recherches sur les poissons fossiles du Mont Liban*, VII + 114 p., 19 pl., Georg. Ed., Genève.

Priem F., 1908. — Étude des Poissons fossiles du Bassin Parisien. *Ann. Paléont.*, pp. 1-144, 5 pl., 74 fig., Masson & Cie Eds., Paris.

Ranovčič J., 1975. — Some new Upper Cretaceous Teleosts from Yugoslavia with special reference to localities' geology and paleoenvironment. *Palaeont. Jugoslav.* 17, pp. 1-55, 10 fig., 5 pl., Zagreb.

Regan C. T., 1911. — The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Berycomorphi and Xenoberyces. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 8, n° 7, pp. 1-9, 1 pl., London.

Richarnson J., 1846. — Report on tbe Ichthyology of the seas of China and Japan. *Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci.*, 15th meet., 1845, pp. 187-320, London.

Source : MNHN, Paris

ROMER A. S., 1945. — *Vertebrate Paleontology*, 2nd ed., IX + 687 p., 377 fig., University of Chicago Press, Chicago.

ROSEN D. E., 1973. — Interrelationships of fishes (P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson Eds.) *Zool. Journ. Linn. Soc.*, suppl. n° 1, vol. 53, pp. 397-513, 129 fig., London.

ROSEN D. E. & PATTERSON C., 1969. — The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, vol. 141, art. 3, pp. 361-474, pl. 52-78, 74 fig., New York.

SIEGFRIED P., 1954. — Die Fish-Fauna des westfalischen Ober-Senons. *Palaeontogr.* A, vol. 106, pp. 1-36, 15 pl., Stuttgart.

SMITH C. L. & BAILEY L. M., 1961. — Evolution of the dorsal fin-supports of Percoid fishes. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts and Letters*, vol. 146, part I, pp. 345-363, 1 fig., 1 pl., Ann Arbor.

SMITH C. L. & Bailey L. M., 1962. — The subocularshelf of Fishes. *Journ. Morph.*, vol. 110, n° 1, pp. 1-18, 3 pl., Philadelphia.

SORBINI L., 1975. — Gli Holocentridae di M. Bolca. II — *Tenuicentrum pattersoni* Nov. Gen. nov. sp., nuovi dati a favore dell'origine monofiletica dei Bericiformi (Pisces). *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca*, vol. 2, pp. 455-472, 9 fig., 1 tabl., 4 pl. Verona.

SORBINI L., 1977. — Contribution à la révision des Béryciformes et de quelques Perciformes primitifs de l'Éocène inférieur de Monte Bolca (Italie). Thèse de Doctorat d'État, 223 p. dactyl., 60 fig., 14 tabl., 49 pl., Paris.

SORBINI L. & TIRAPELLE R., 1974. — Gli Holocentridae di Monte Bolca. I — *Eoholocentrum* Nov. Gen., *Eoholocentrum macrocephalum* (De Blainville) (Pisces-Actinopterygii). *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca.*, vol. II, pp. 204-228, 6 fig., 1 tahl., 4 pl., Verona.

STEINDACHNER V. F., 1860. — Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische, Österreichs. II — Folge. I. Ueber einen neuen Vomer-Ahnlichen Fisch von Comen an Karst. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien*, vol. 38, pp. 763-777, 1 pl.,Wien.

STEINDACHNER V. F., 1863. — Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Österreichs — IV — Folge. I. Ueber einen fossilen Holocentriden von der Insel Lesina in Dalmatien. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien*, vol. 47, pp. 128-132, 1 pl., Wien,

TOOMBS H. A., 1948. — The use of acetic acid in the development of vertebrate fossils. *Museum's Journ.*, vol. 48, pp. 54-55, 1 pl., London.

TOOMBS H. A., 1959. — The use of acetic acid in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, vol. 2, pp. 304-312, London.

TOOMBS H. A. & RIXON A. E., 1950. — The use of acetic acid in tbe « transfer method » of preparing fossils. *Museum's Journ.*, vol. 50, pp. 105-107, London.

WHITE E. I. & MOY-THOMAS J. A., 1941. — Notes on the nomenclature of fossil Fishes. Part 3, Homonyms M-Z. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 7, n° 11, pp. 395-400, London.

WINTERBOTTOM R., 1973. — A descriptive synonymy of the striated muscles of tbe Teleostei. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 125, pp. 225-317, 56 fig., Philadelphia.

WOODS L. P. & SONODA P. M., 1973. — Order Berycomorphi (Beryciformes). *Mem. Sears Found. Mar. Res.*, n° 1, pt. 6, pp. 263-396, 66 fig., 12 tabl., New Haven.

WOODWARD A. S., 1888. — A comparison of Cretaceous fish fauna of Mount Lebanon with that of the English Chalk. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 1, n° 6, pp. 354-355, 2 fig., London.

WOODWARD A. S., 1901. — *Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*, part. IV, XXXVIII + 636 p., 19 pl., 22 fig., British Museum (Nat. Hist.) London.

WOODWARD A. S., 1902. — The fossil Fishes of the English Chalk. *Mon. Palaeontogr. Soc. London*, part I, pp. 1-56, pl. I-XIII, London.

WOODWARD A. S., 1942. — Some new and little-known Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 11, ser. 9, pp. 537-568, 4 fig., 5 pl., London.

ZEHREN S. J., 1979. — The comparative osteology and phylogeny of the Beryciformes. (Pisces : Teleostei). *Evolutionary Monographs* 1, pp. 1-389, 89 fig., 82 tabl., Chicago.

Distribué le 31 octobre 1980.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

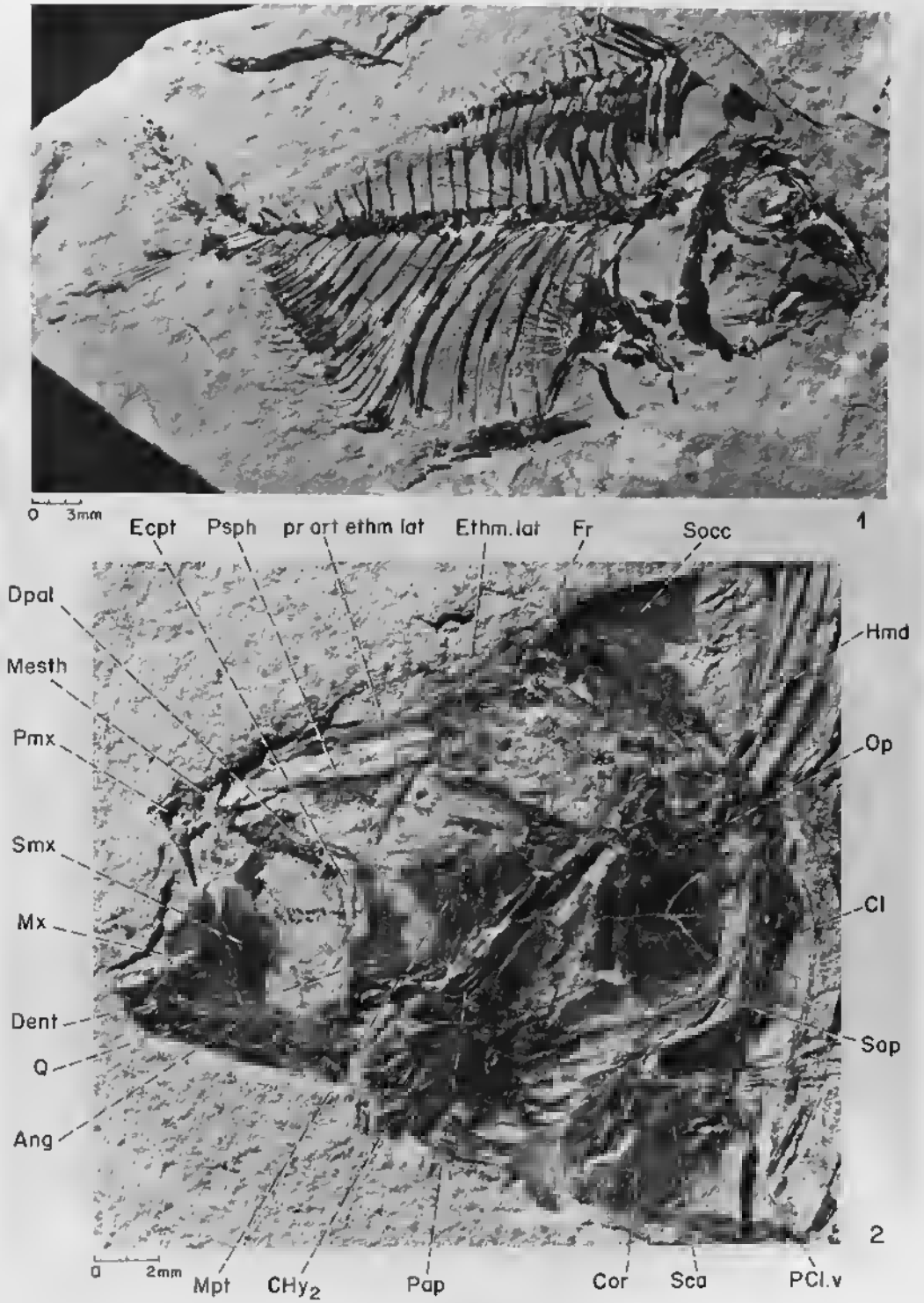


PLANCHE I

FIG. 1. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : vue générale de l'holotype AUB. 104699 (Photo British Museum).
FIG. 2. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : vue générale de la tête de l'holotype AUB. 104691 (Photo British Museum).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

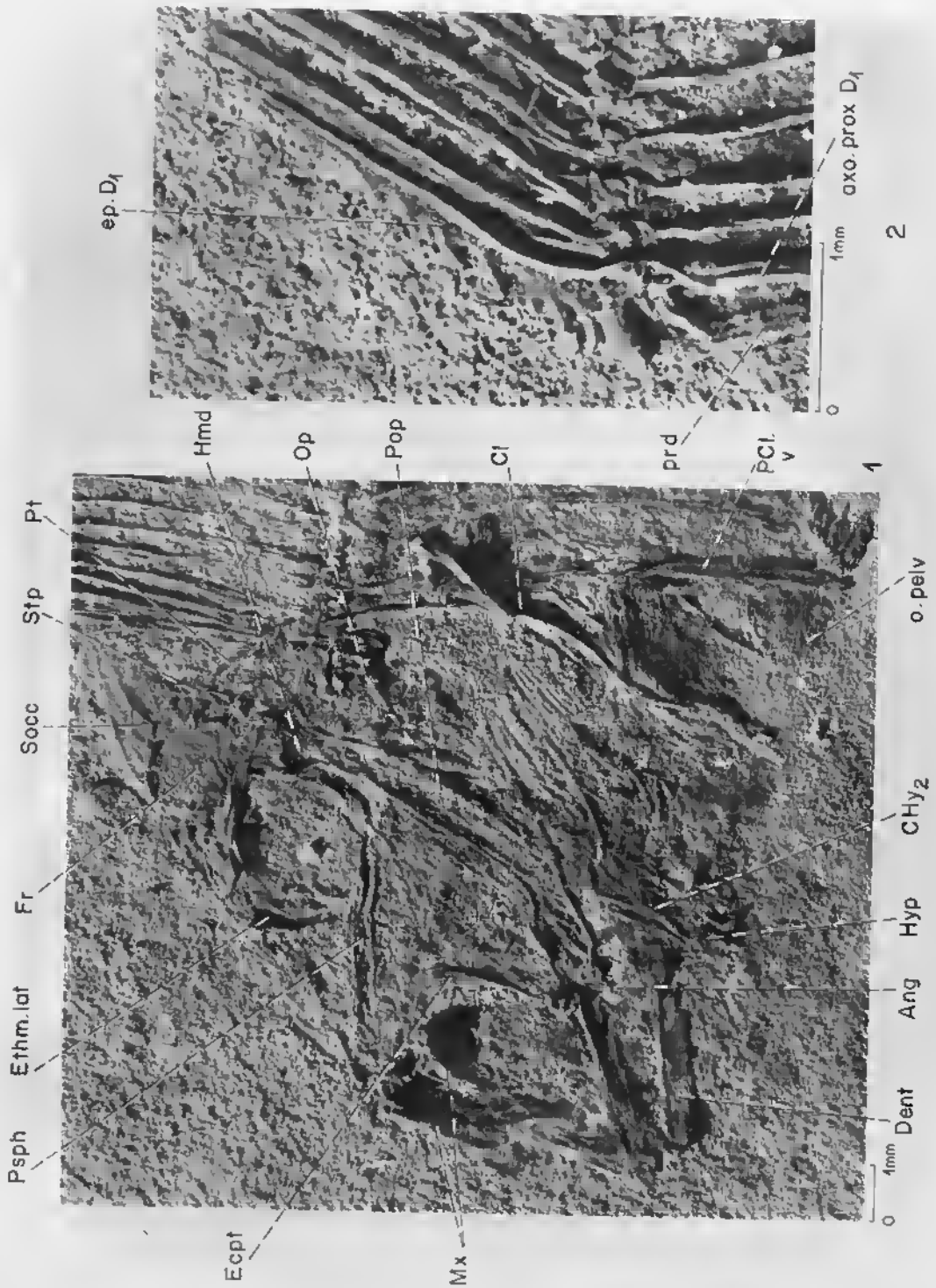


PLANCHE II

FIG. 1. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : vue générale de la tête de l'individu MNHNP.HAK-73-7 (préparé à l'acide).

FIG. 2. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : partie antérieure de la nageoire dorsale de l'individu MNHNP.HAK-73-7 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

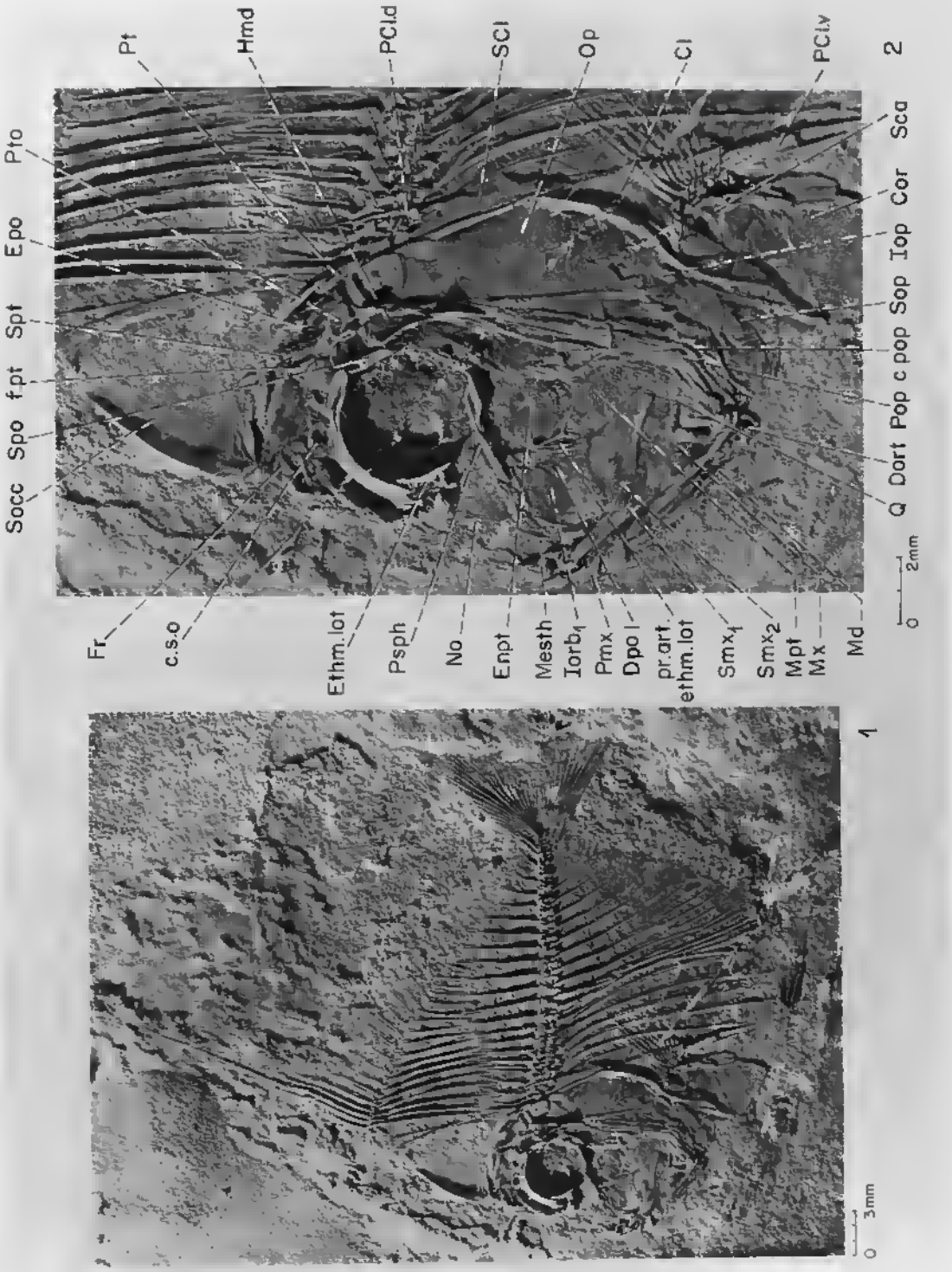


PLANCHE III

Fig. 1. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : vue générale de l'holotype MNHNP.HAK-73-3 (préparé à l'acide).

Fig. 2. — *Pharmacichthys numismalis* nov. sp. : vue générale de la tête de l'holotype MNHNP.HAK-73-3 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

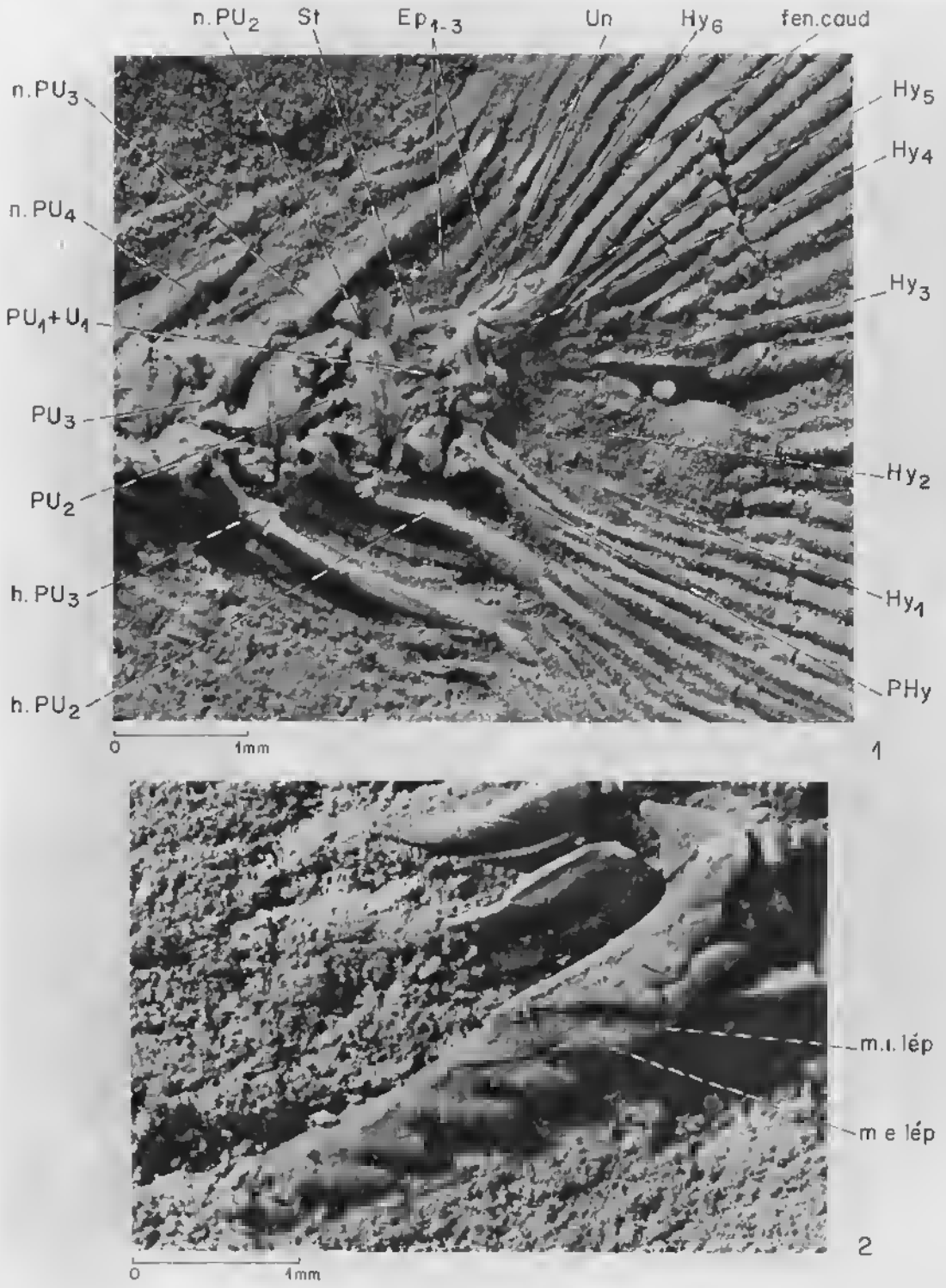


PLANCHE IV

FIG. 1. — *Pharmacichthys numismatis* nov. sp. : squelette caudal de l'individu MNHNP.HAK-73-11 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Pharmacichthys venenifer* Woodward : épine pelvienne de l'individu MNHNP.HAK-73-10 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

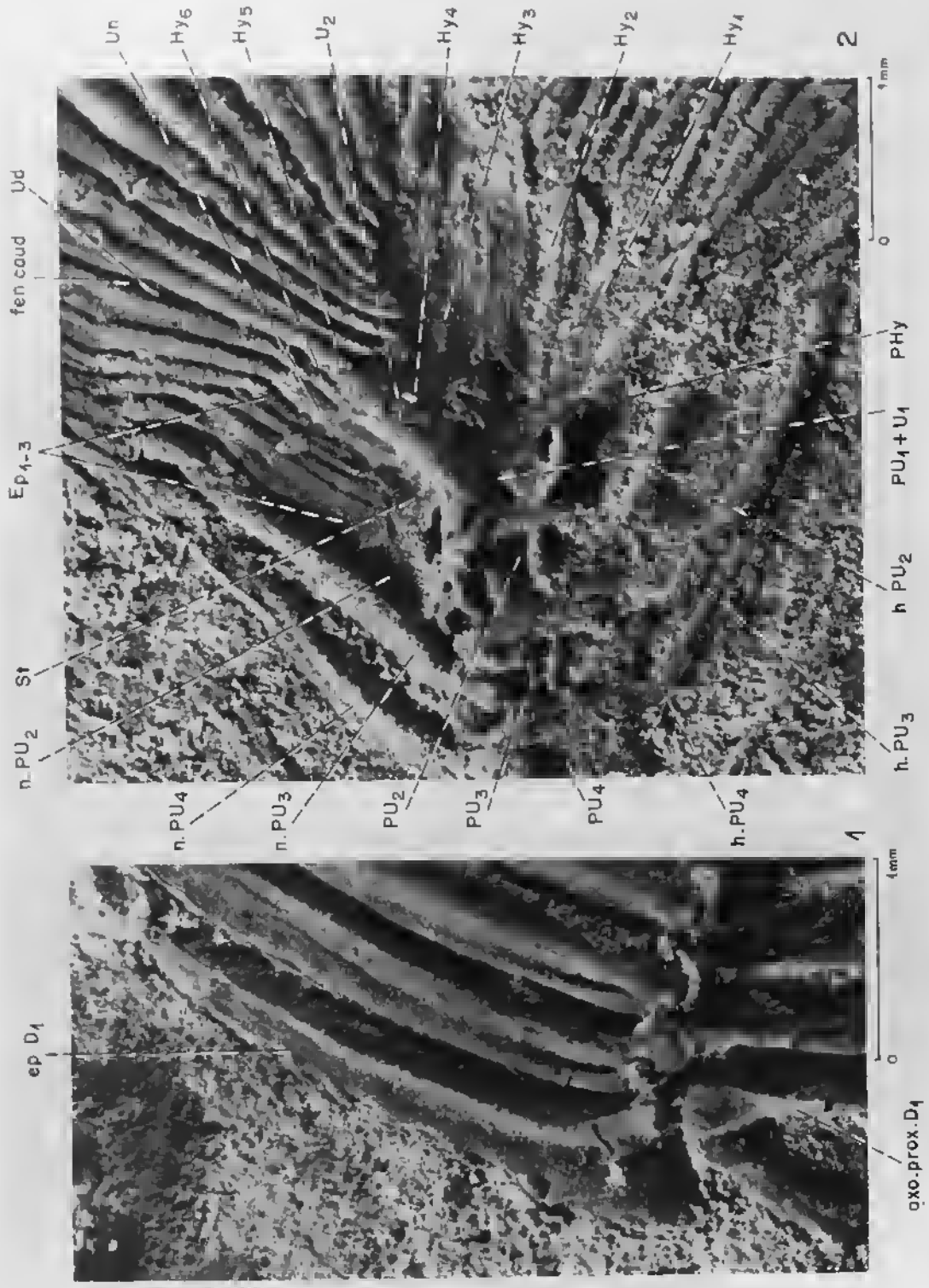


PLANCHE V

FIG. 1. — *Pharnacichthys numismatis* nov. sp. : partie antérieure de la nageoire dorsale de l'holotype MNHNP.HAK-73-3 (préparé à l'acide).

FIG. 2. — *Pharnacichthys numismatis* nov. sp. : squelette caudal de l'holotype MNHNP.HAK-73-3 (préparé à l'acide).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

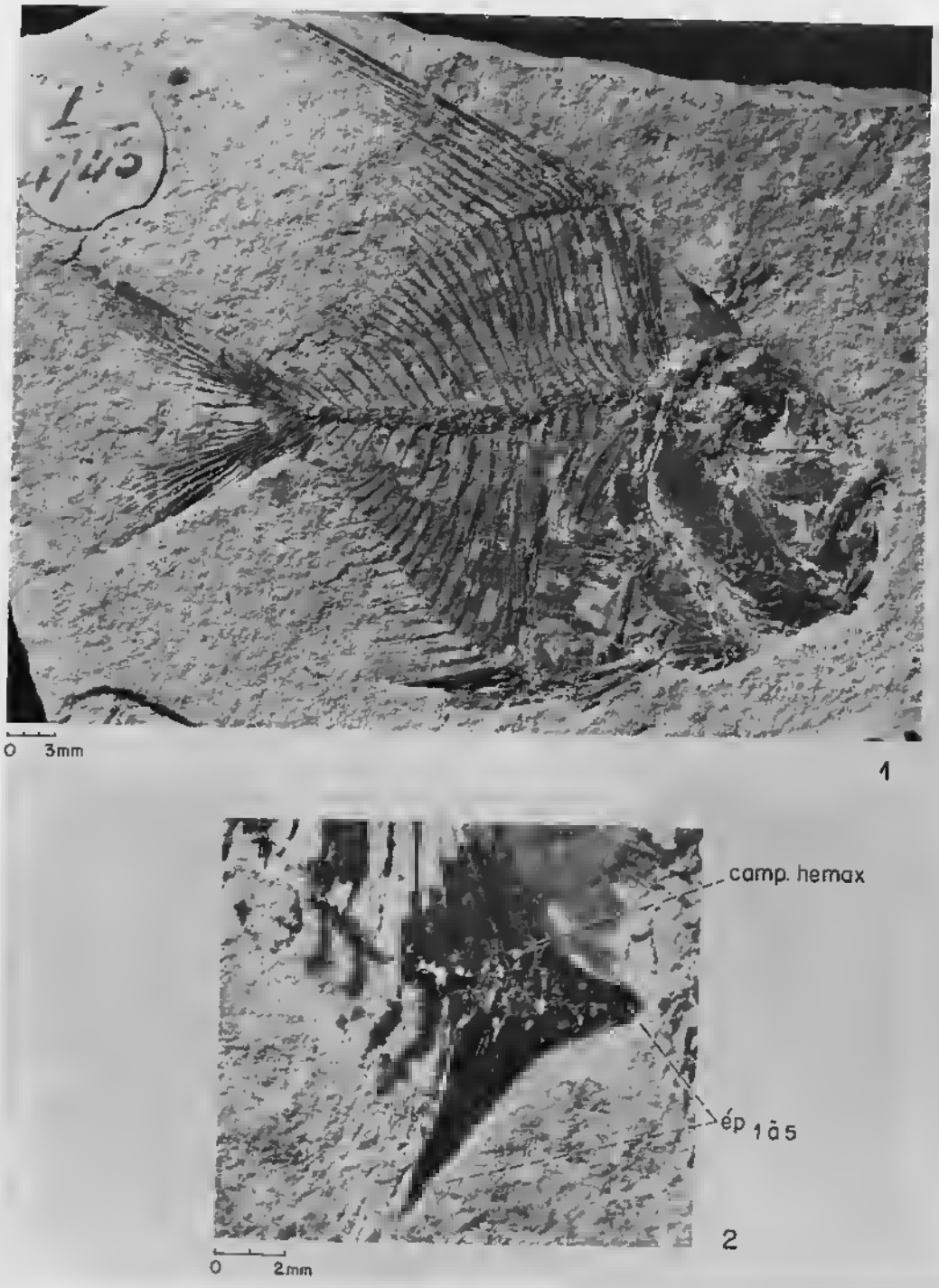


PLANCHE VI

FIG. 1. — *Aipichthys minor* (Pictet) : vue générale de l'individu MNHNP 1946-17-94.
FIG. 2. — *Aipichthys minor* (Pictet) : épines anales de l'individu MHNL.192049.

Source : MNHN, Paris

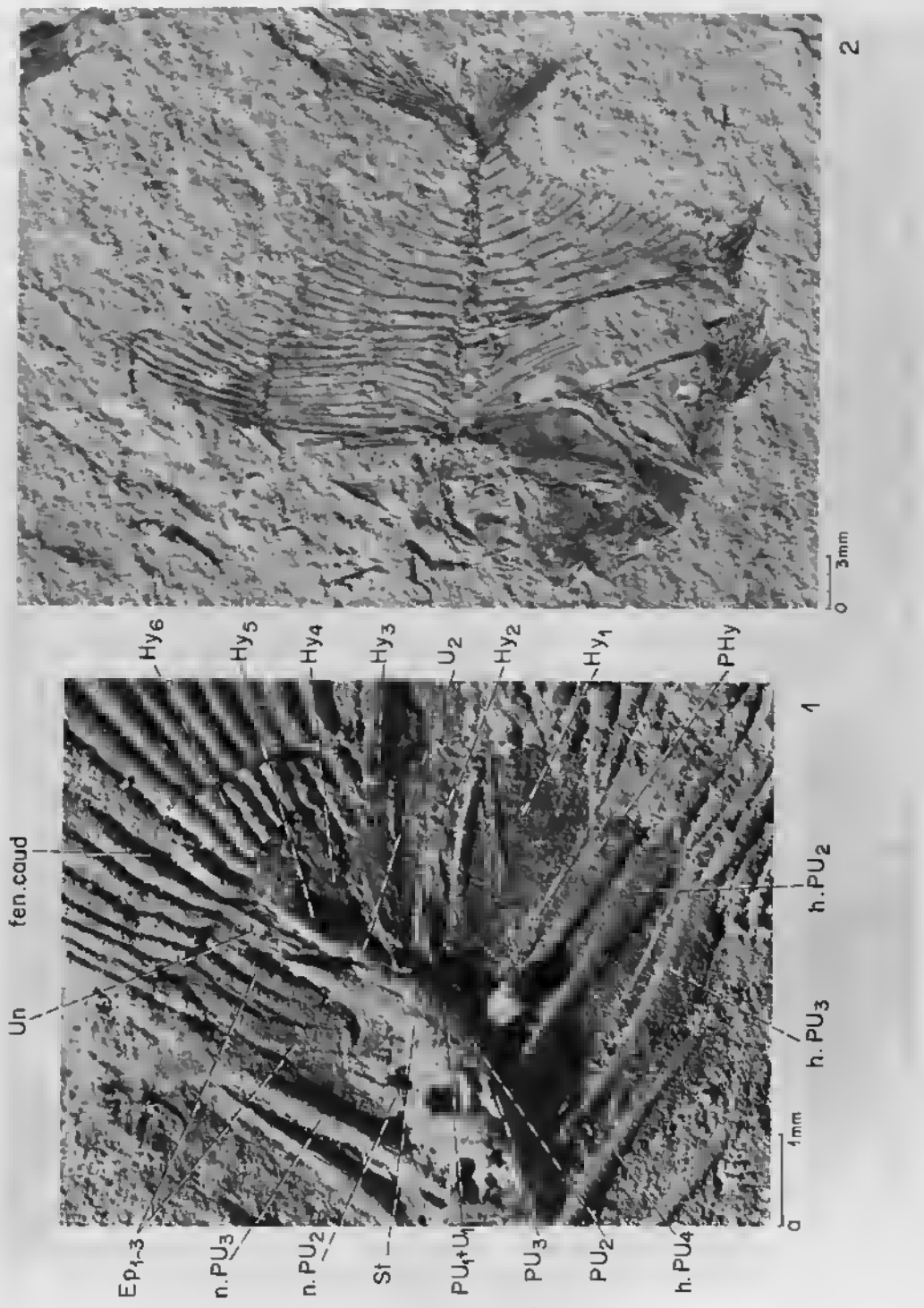


PLANCHE VII

FIG. 1. — *Aipichthys velifer* Woodward : squelette caudal de l'individu MNHNP.HAK-73-57 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Aipichthys velifer* Woodward : vue générale de l'individu BMNH.49486 (Photo British Museum).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

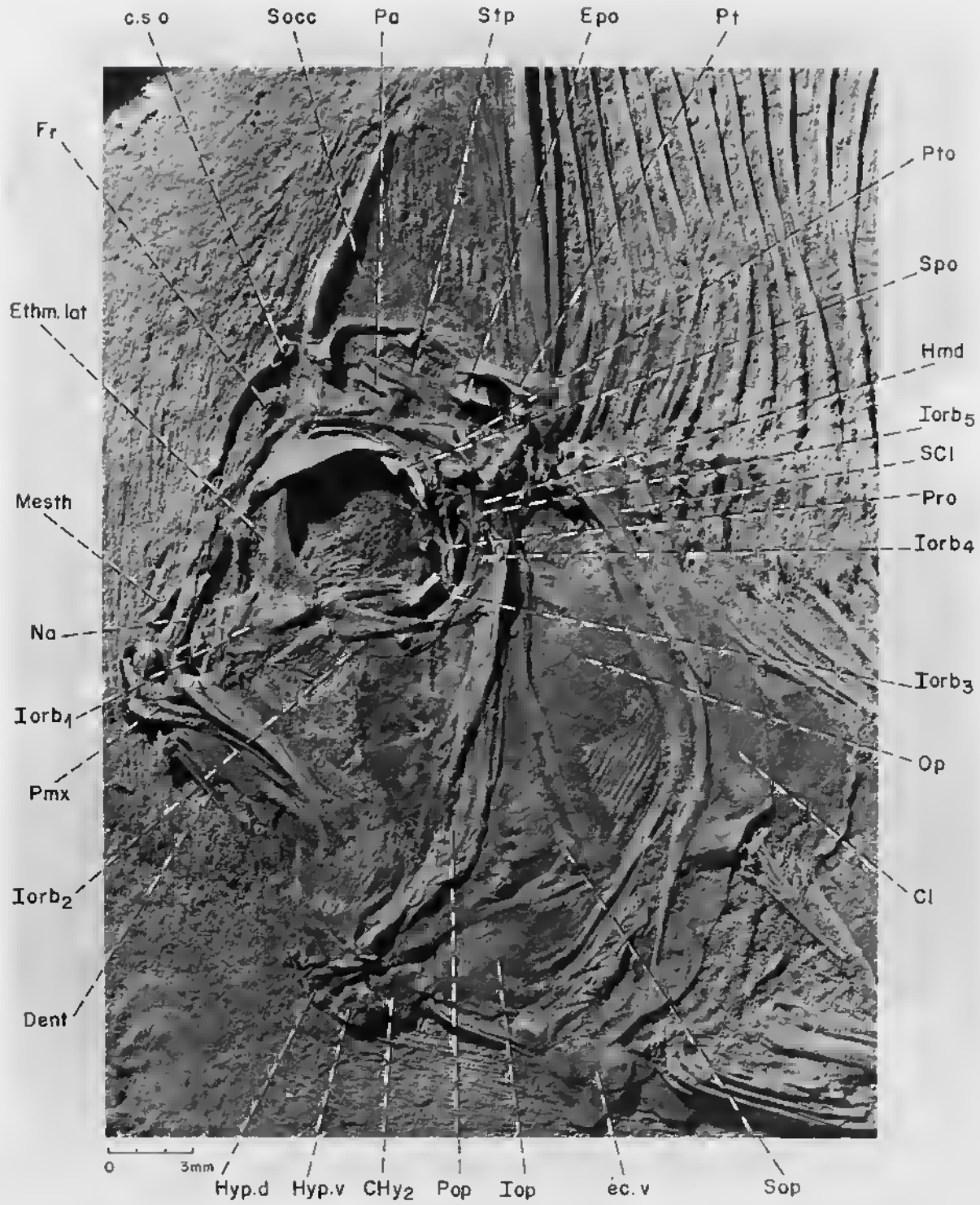


PLANCHE VIII

FIG. 1. — *Tipichthys velifer* Woodward : vue générale de la tête de l'individu MNHNP.HAK-73-57 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

FIG. 1. *Aipichthys oblongus* nov. sp. : vue générale de l'holotype AU B.107220 (préparé à l'acide).

FIG. 2. *Aipichthys oblongus* nov. sp. : vue générale de l'holotype AU B.107267 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

FIG. 1. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : vue générale de la partie antérieure du tronc de l'holotype AUB.107267 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

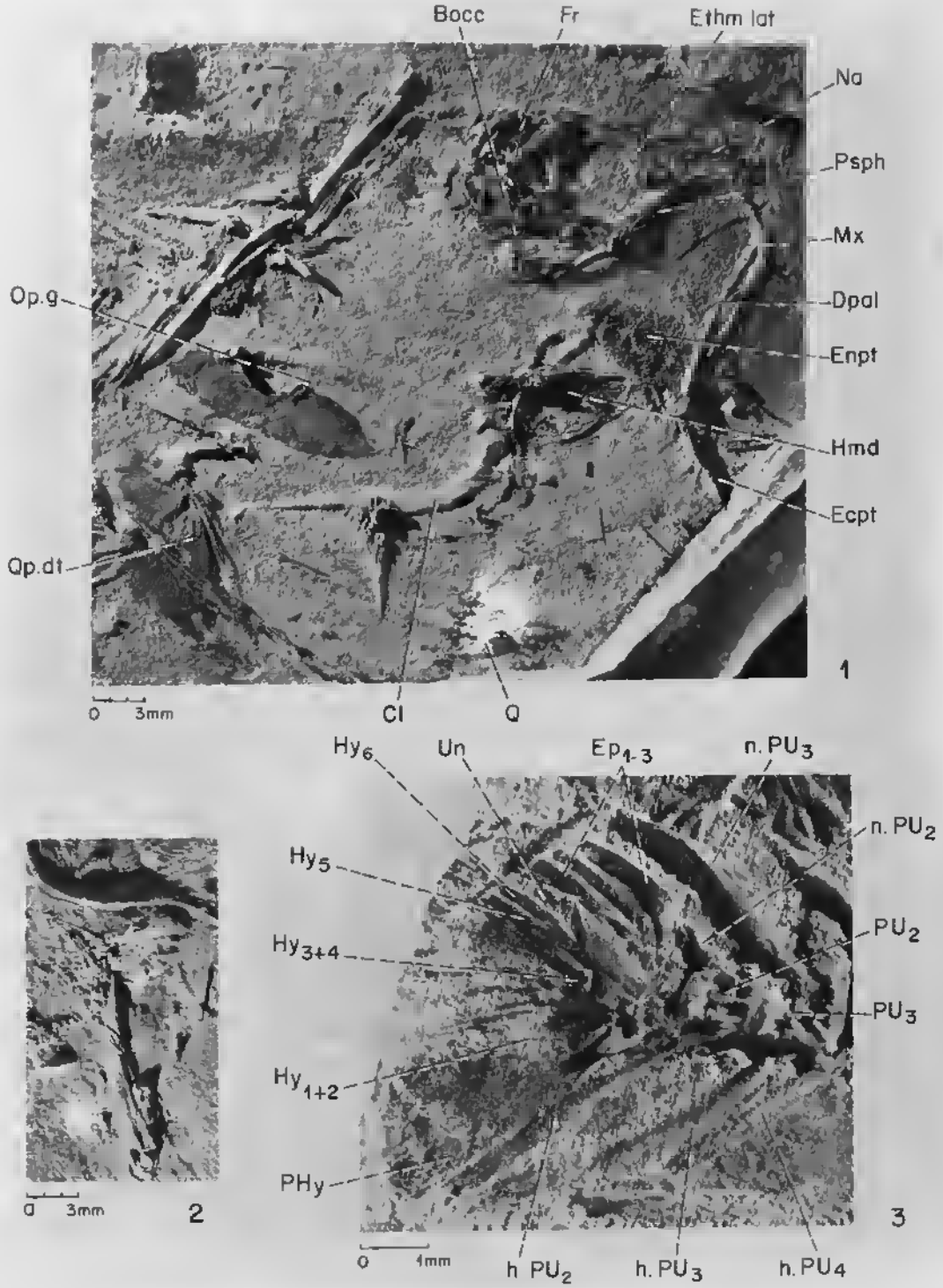
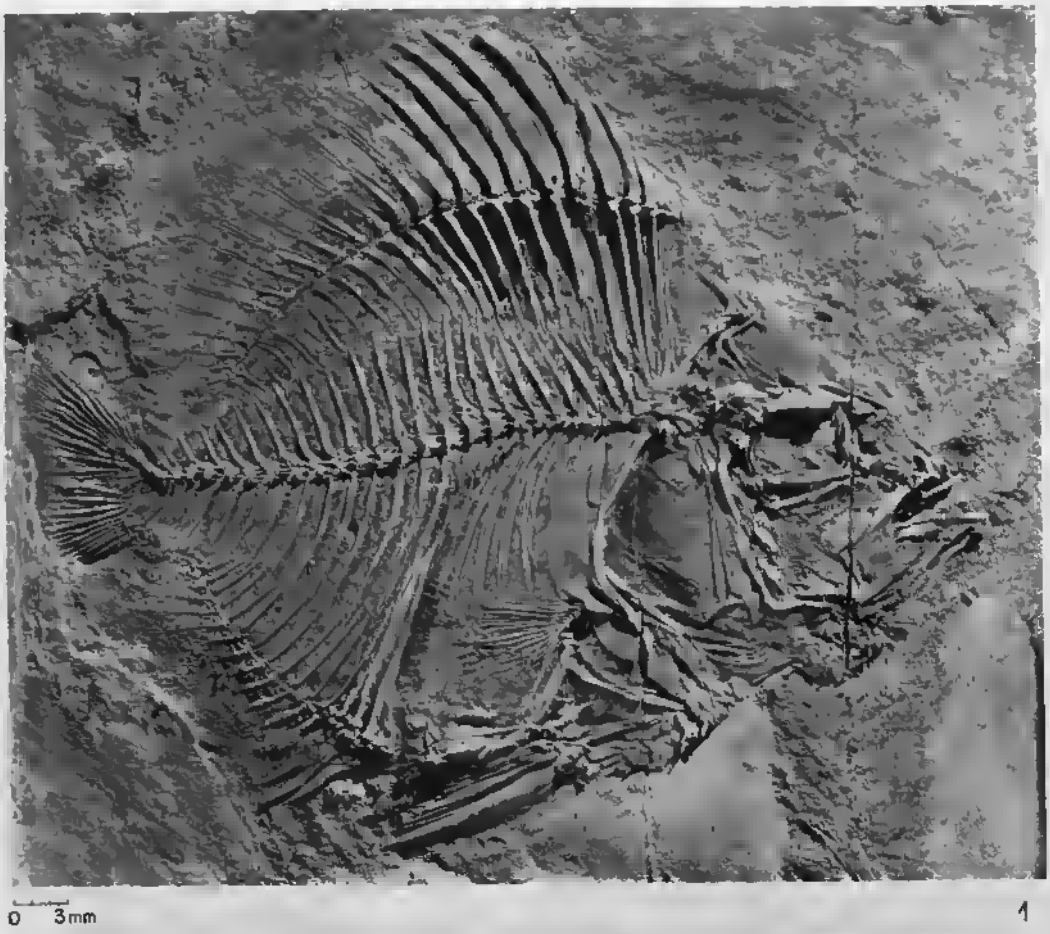


PLANCHE XI

Fig. 1. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : vue générale de la tête de l'holotype AUB.107220 (préparé à l'acide).
Fig. 2. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : posteleithrum ventral de l'holotype AUB.107220 (préparé à l'acide).
Fig. 3. — *Aipichthys oblongus* nov. sp. : squelette caudal de l'holotype AUB.107220 (préparé à l'acide).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



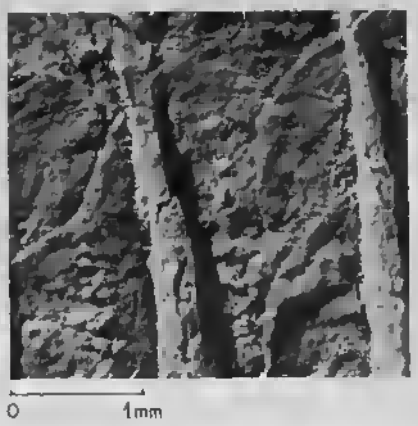


PLANCHE XII

Fig. 1. — *Pycnosteroïdes levispinosus* Hay : vue générale de l'individu MNHNP.HDJ-73-105 (préparé à l'acide).

Fig. 2. — *Pycnosteroïdes levispinosus* Hay : écailles de la région dorsale de l'individu MNHNP-HDJ-73-105 (préparé à l'acide).

Fig. 3. — *Pycnosteroïdes levispinosus* Hay : écailles de la région abdominale de l'individu MNHNP.HDJ-73-105 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

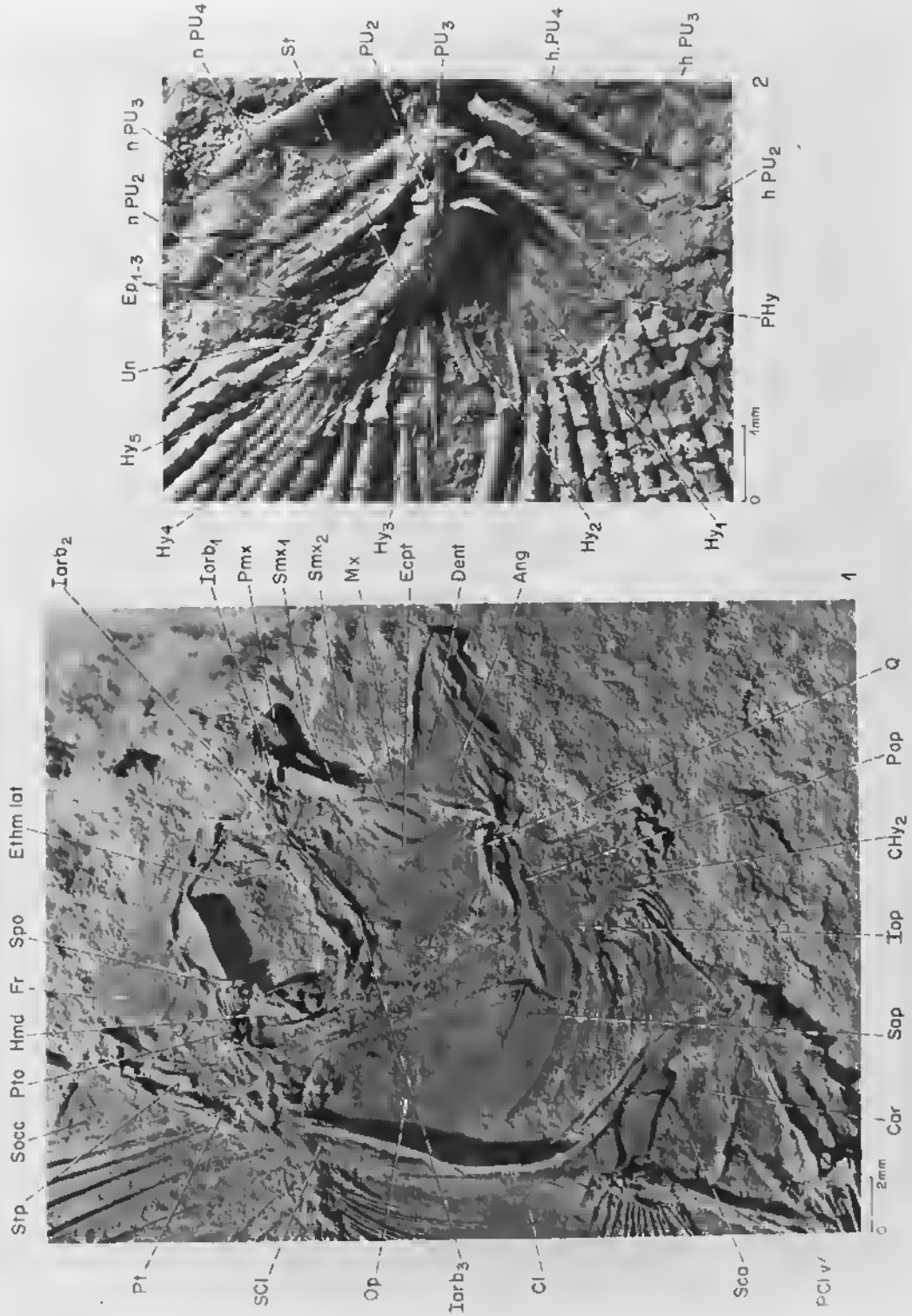


PLANCHE XIII

FIG. 1. — *Pycnosteroides levispinosus* Hay : vue générale de la tête de l'individu MNHNP.HDJ-73-97 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Pycnosteroïdes levispinosus* Hay : squelette caudal de l'individu MNHNP.HDJ-73-105 (préparé à l'acide).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

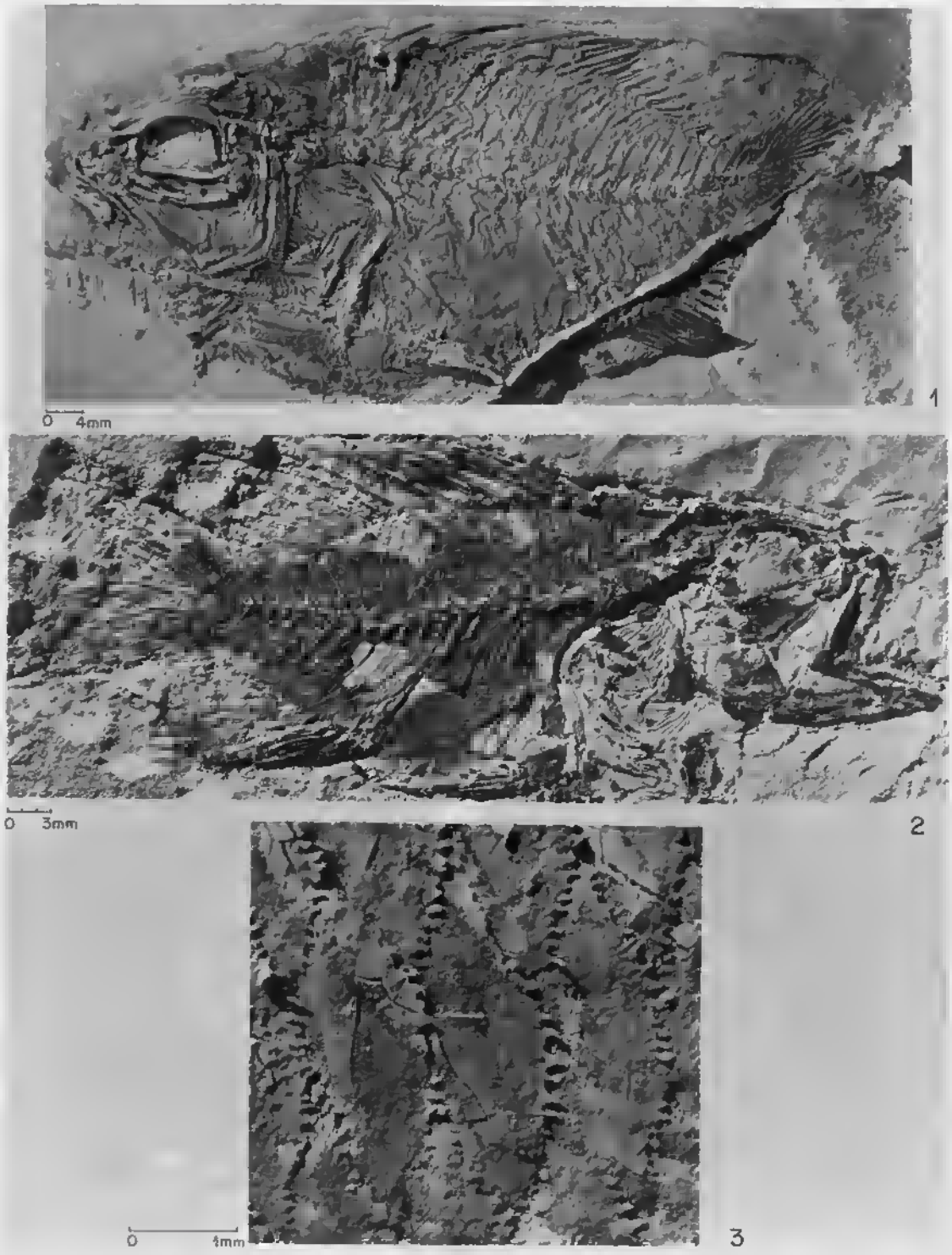


PLANCHE XIV

Fig. 1. — *Stichocentrus liratus* Patterson : vue générale de l'individu MNHNP.HDJ-73-87 (préparé à l'acide).

Fig. 2. — *Stichocentrus elegans* Gaudant : vue générale de l'holotype MNHNP 1961-1-244.

Fig. 3. — *Stichocentrus liratus* Patterson : écailles de la région ventrale de l'individu MNHNP.HDJ-73-90 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

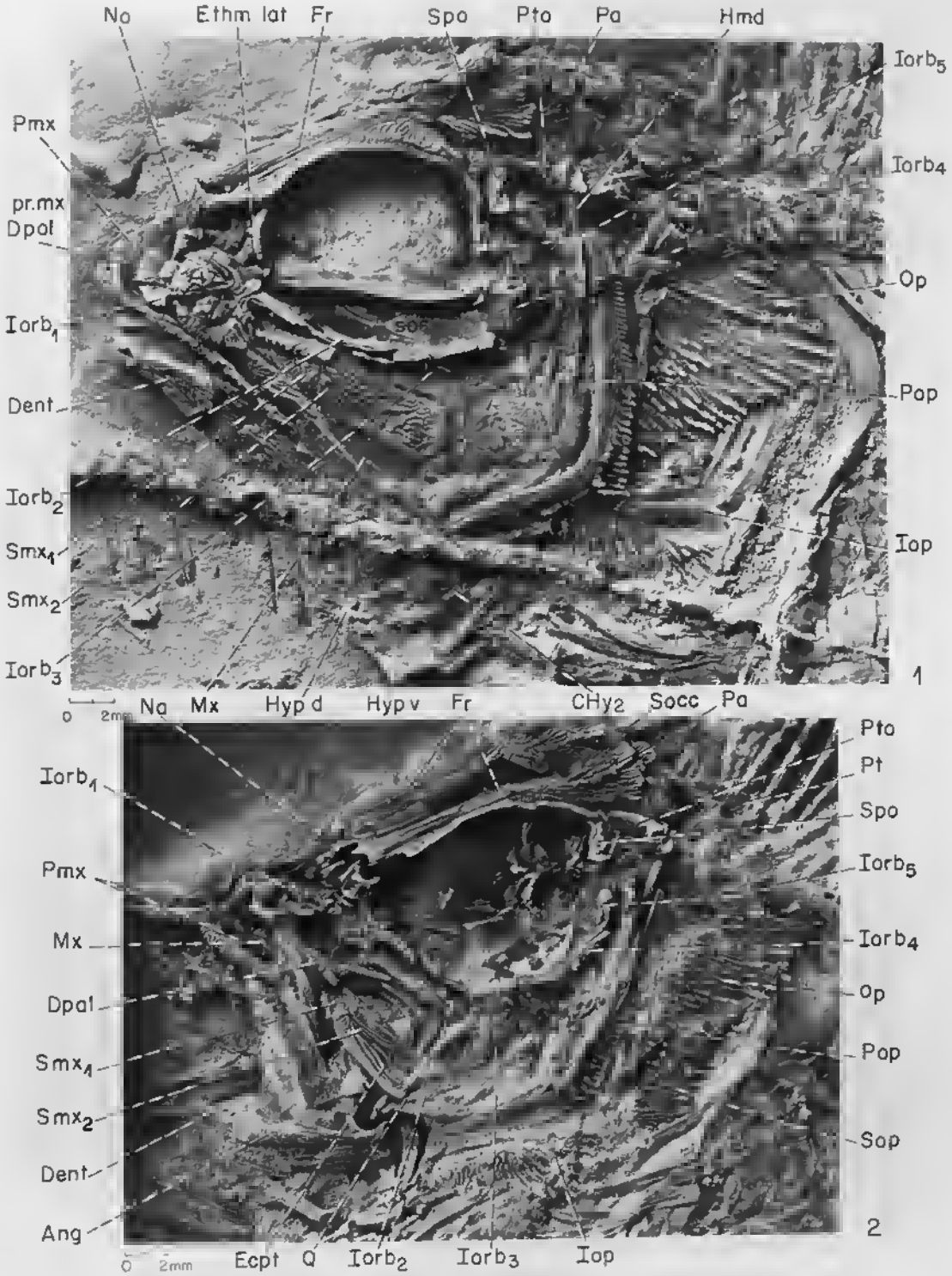


PLANCHE XV

Fig. 1. — *Stichocentrus liratus* Patterson : vue générale de la tête de l'individu MNHNP.HDJ-73-87 (préparé à l'acide).
Fig. 2. — *Stichocentrus liratus* Patterson : vue générale de la tête de l'individu MNHNP.HDJ-73-88 (préparé à l'acide).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

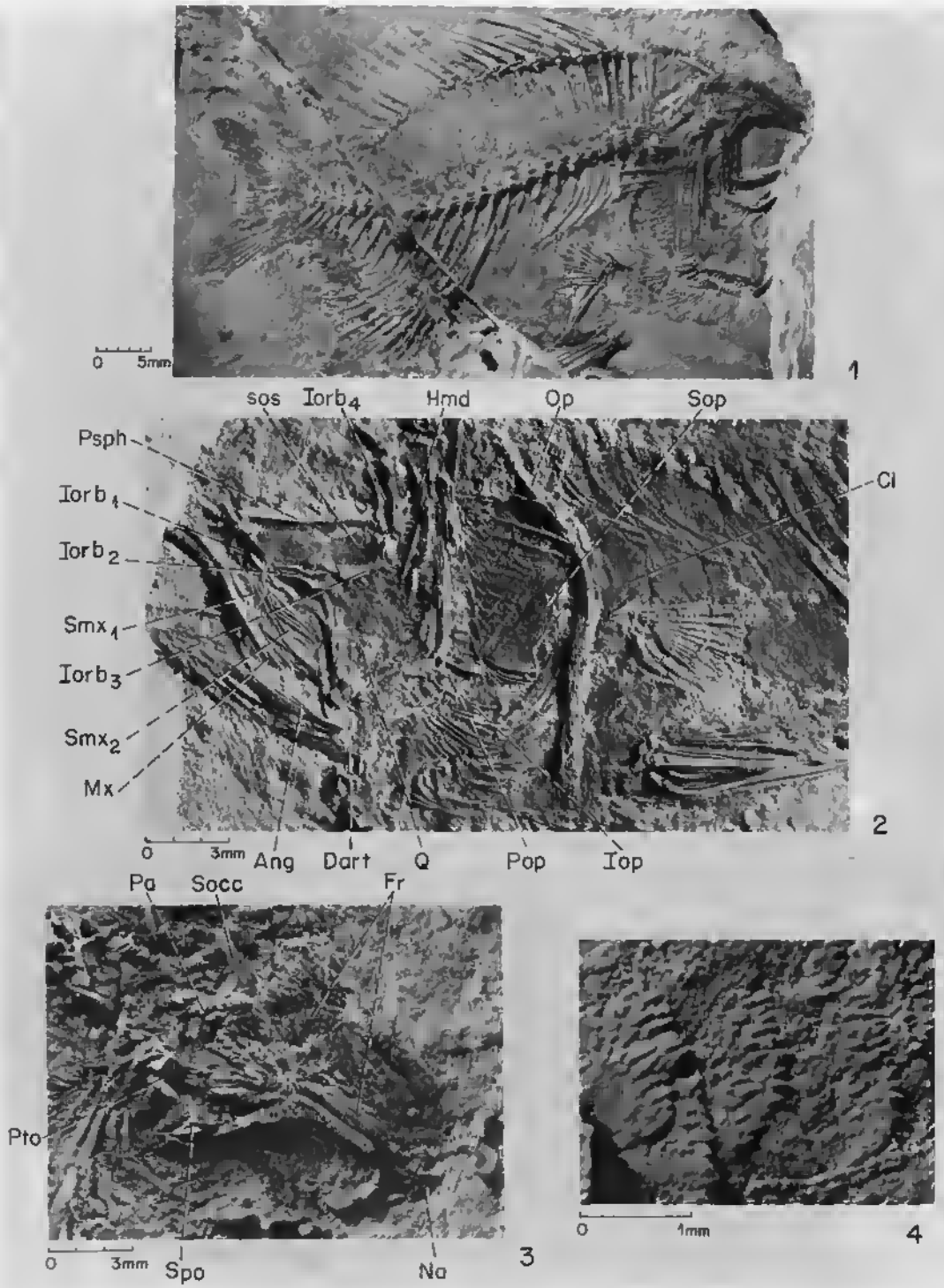


PLANCHE XVI

Fig. 1. — *Stichoceutrus spinulosus* nov. sp. : vue générale de l'individu MNHNP.HDJ-73-99 (préparé à l'acide).

Fig. 2. — *Stirhocentrus elegans* Gaudant : vue générale de la tête de l'individu MNHNP.HDJ-73-116 (préparé à l'acide).

Fig. 3. — *Stichoceutrus spinulosus* nov. sp. : toit crânien de l'individu MNHNP.HDJ-73-98 (préparé à l'acide).

Fig. 4. — *Stirhoceutrus spinulosus* nov. sp. : écailles de la région abdominale de l'holotype MNHNP.HDJ-73-101 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

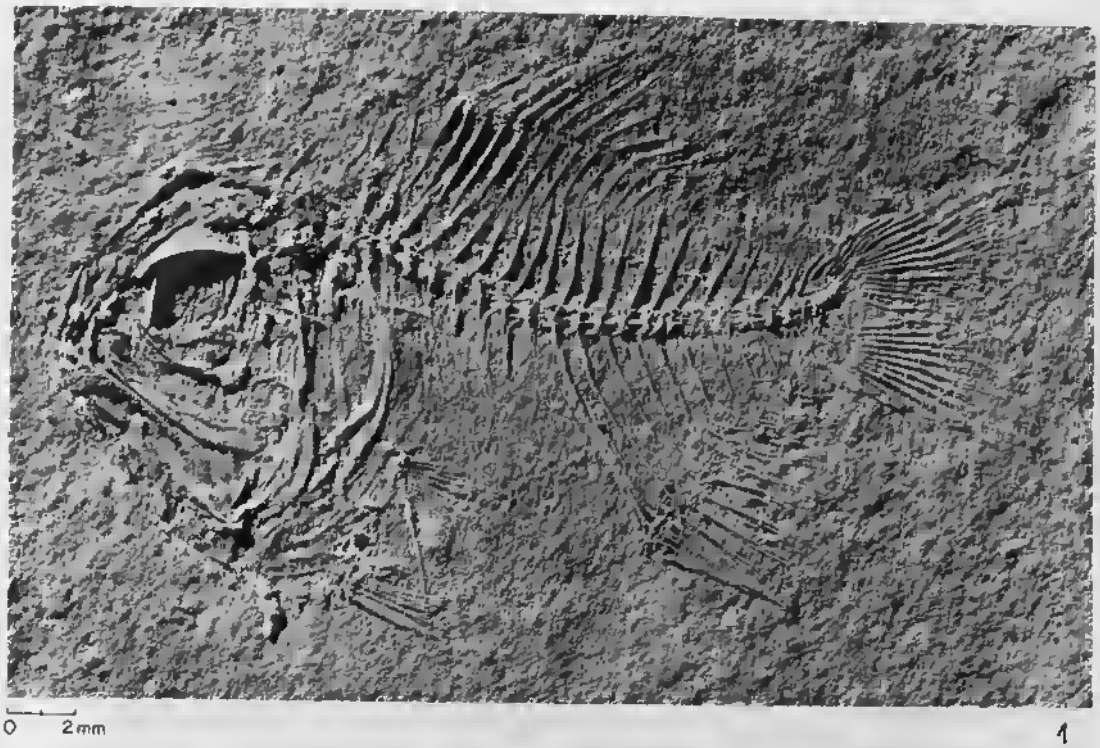


PLANCHE XVII

FIG. 1. — *Lissoberyx dayi* (Woodward) : vue générale de l'individu MNHNP.HDJ-73-38 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Lissoberyx dayi* (Woodward) : vue générale de l'individu AUB.108926 (préparé à l'acide par C. Patterson).

BIBL.DU MUSEUM PARIS
Source : MNHN, Paris

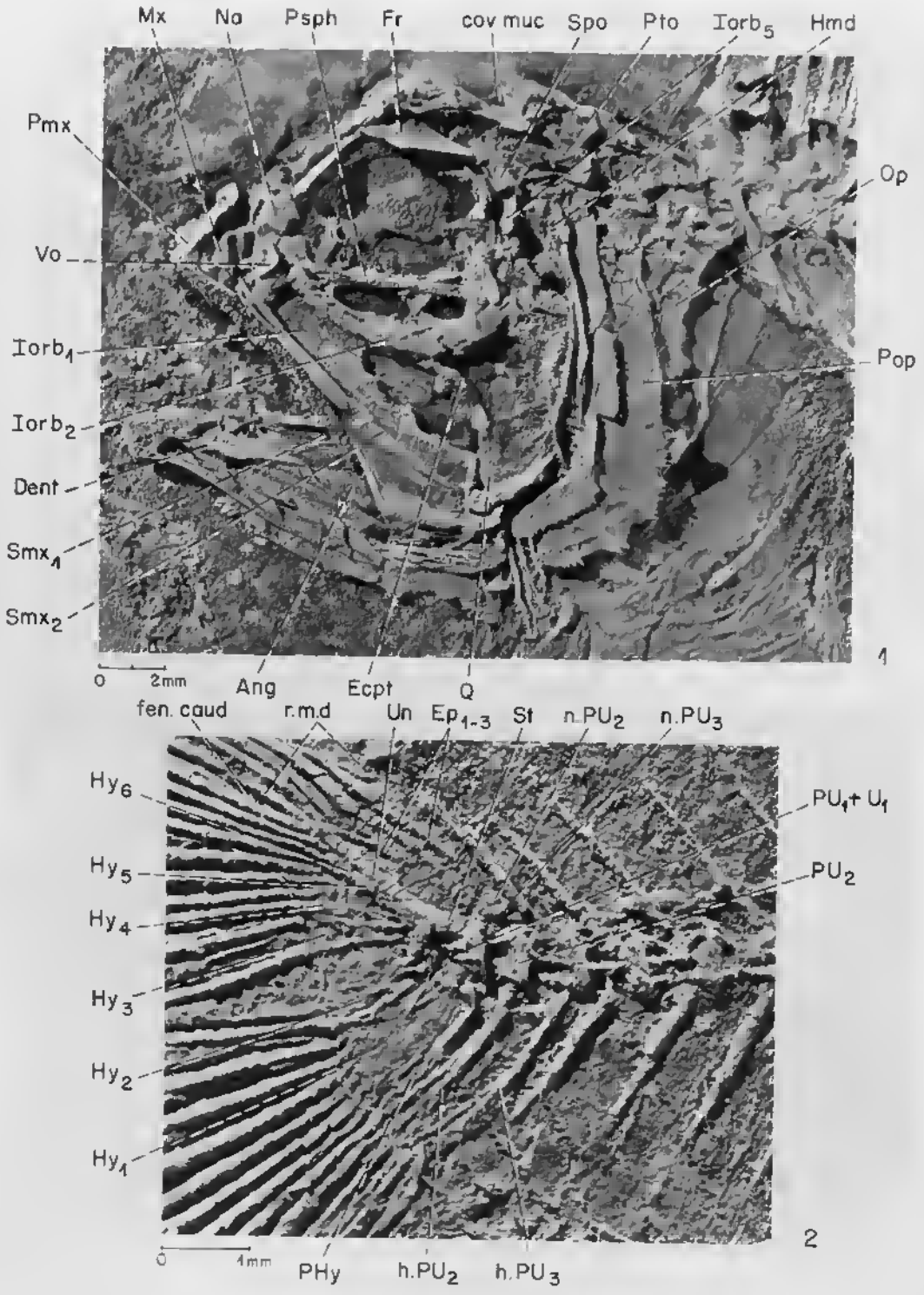
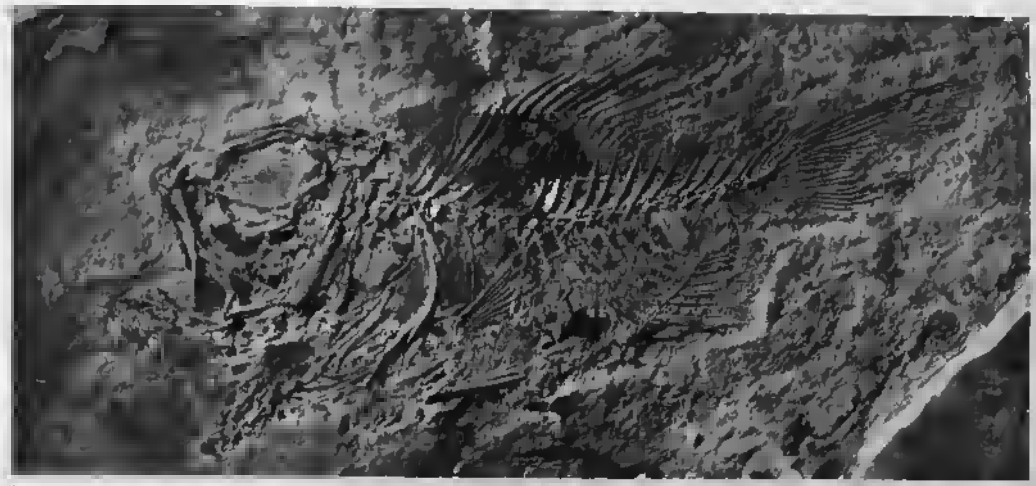
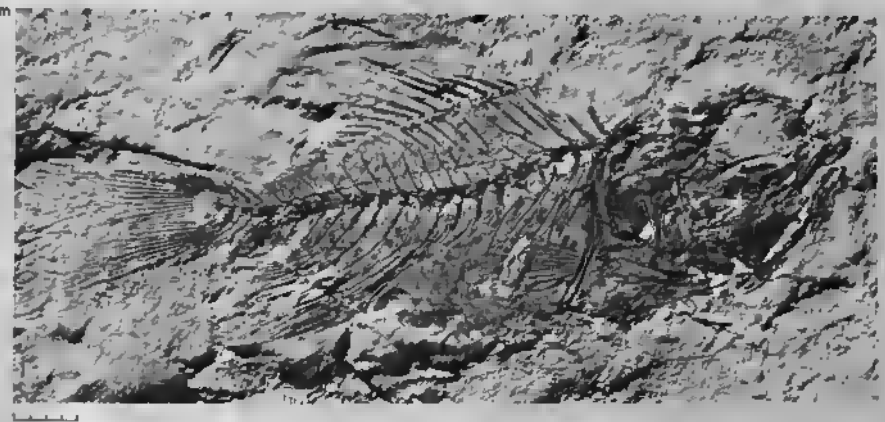


PLANCHE XVIII

FIG. 1. — *Lissoberyx dayi* (Woodward) : vue générale de la tête de l'individu MNHNP.HDJ-73-56 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Lissoberyx dayi* (Woodward) : squelette caudal de l'individu MNHNP.HDJ-73-95 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris





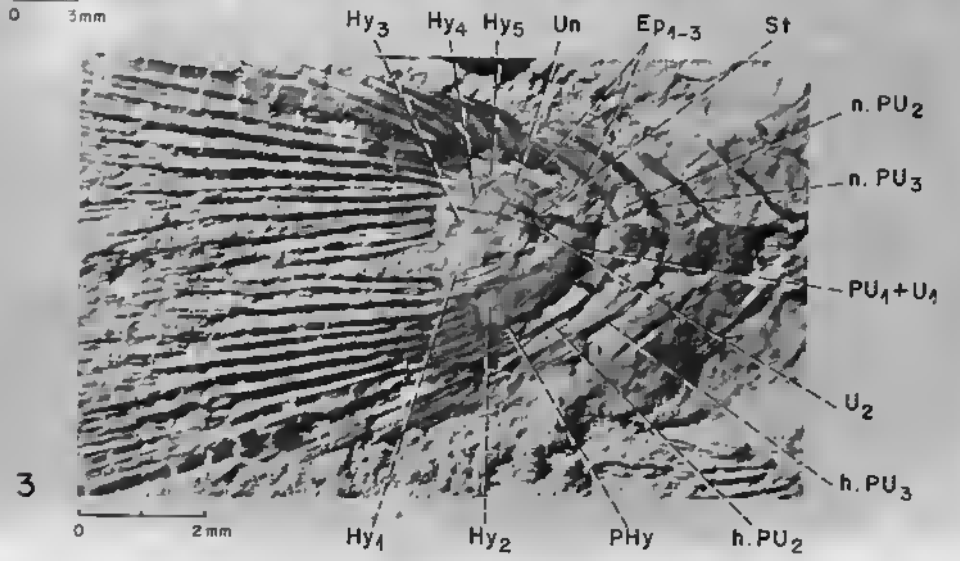


PLANCHE XIX

Fig. 1. — *Lissoberyx arambourgi* Gaudant : vue générale de l'individu MNHNP.HDJ-73-59 (préparé à l'acide).
Fig. 2. — *Lissoberyx arambourgi* Gaudant : vue générale de l'holotype MNHNP.1961-29-48a.
Fig. 3. — *Lissoberyx arambourgi* Gaudant : squelette caudal de l'holotype MNHNP. 1961-29-48a.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XX

FIG. 1. — *Lissoberyx arambourgi* Gaudant : vue générale de la tête de l'holotype MNHNP.1961-29-48b (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

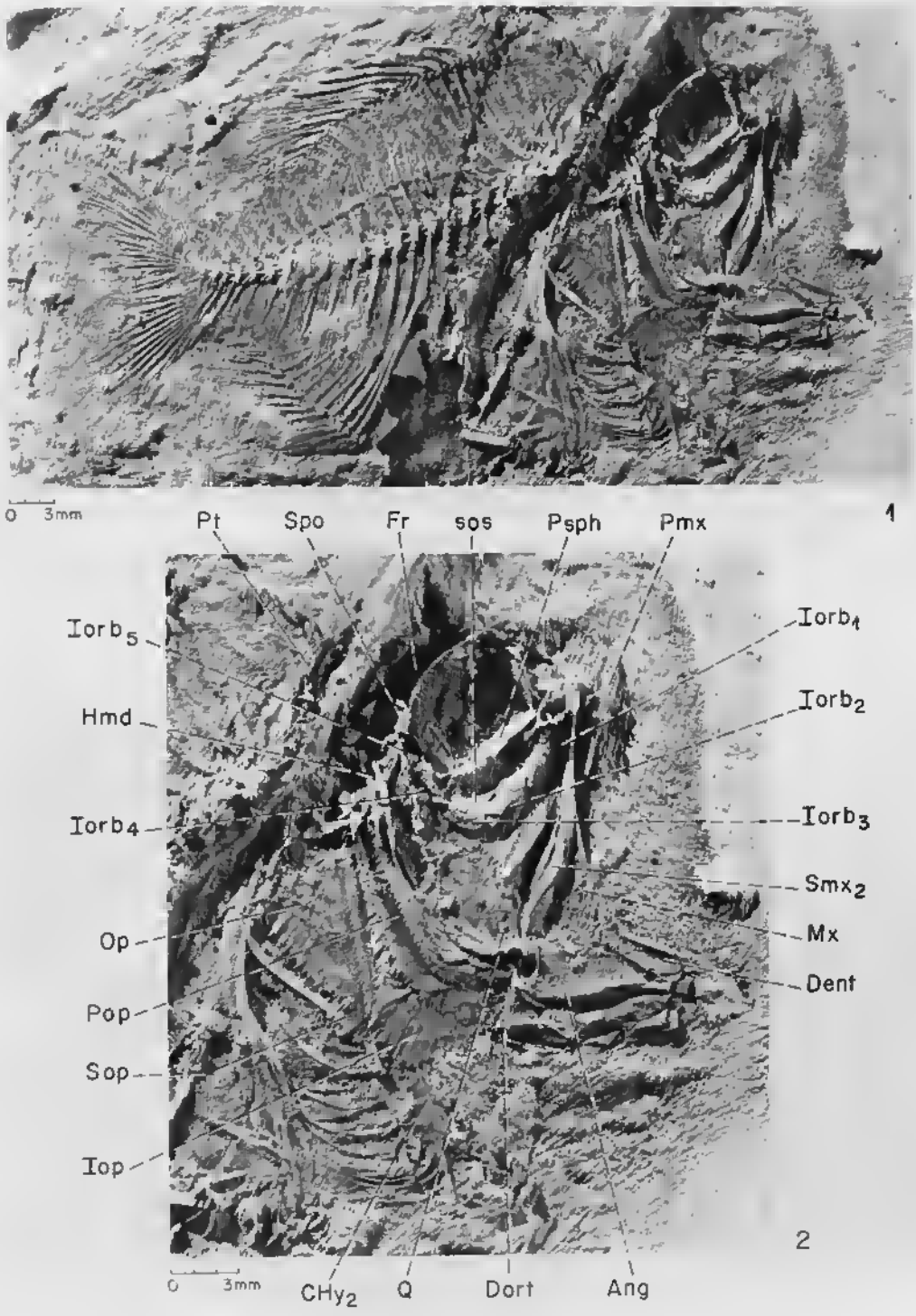


PLANCHE XXI

FIG. 1. — *Lissoberyx denticulatus* nov. sp. : vue générale de l'holotype MNHNP.HDJ-73-93 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Lissoberyx denticulatus* nov. sp. : vue générale de la tête de l'holotype MNHNP.HDJ-73-93 (préparé à l'acide).

BIBL. MUS. PARIS

Source : MNHN, Paris

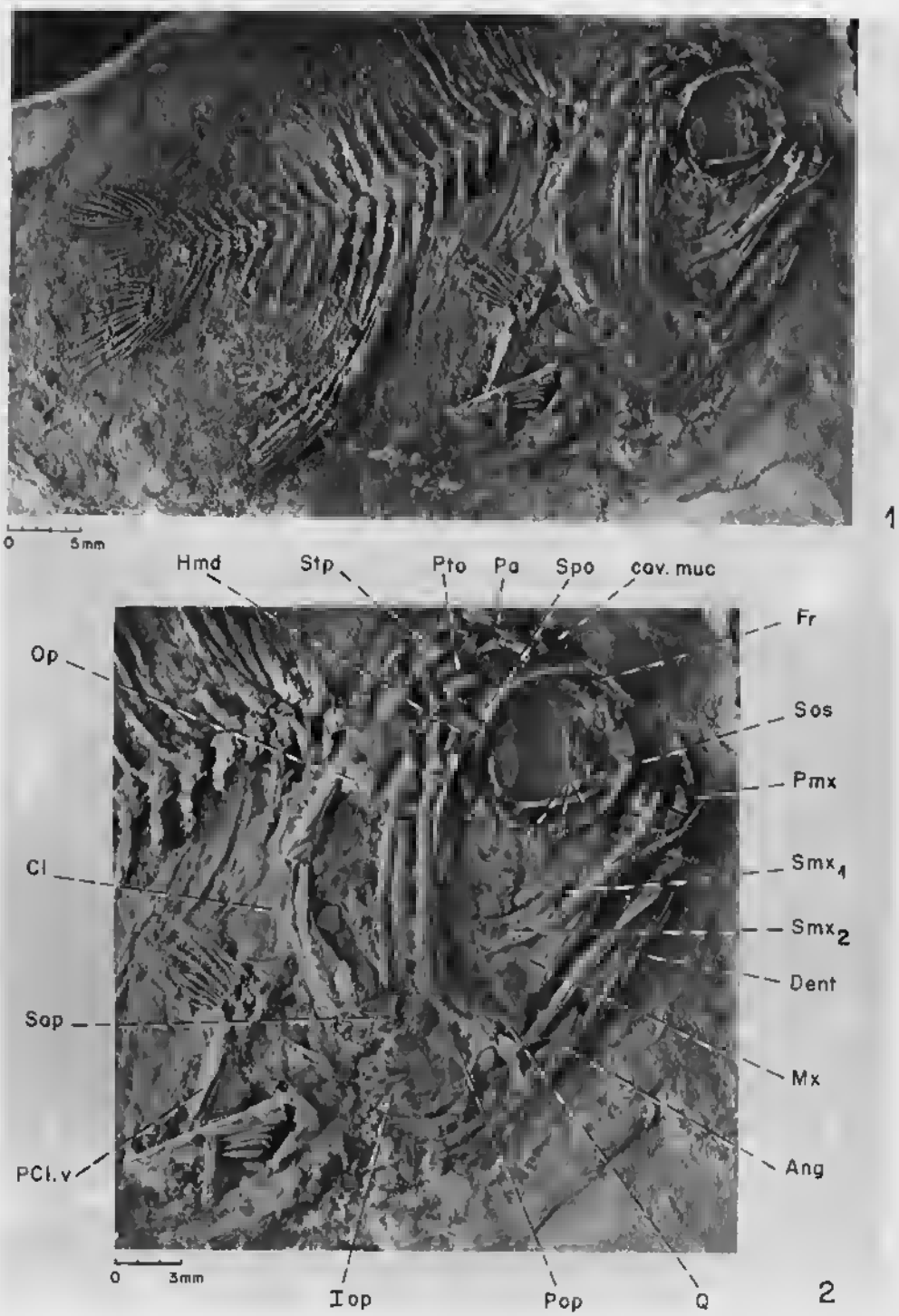


PLANCHE XXII

FIG. 1. — *Libanoberyx spinosus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de l'holotype MNHNP.HDJ-73-94 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Libanoberyx spinosus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de la tête de l'holotype MNHNP.HDJ-73-94 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

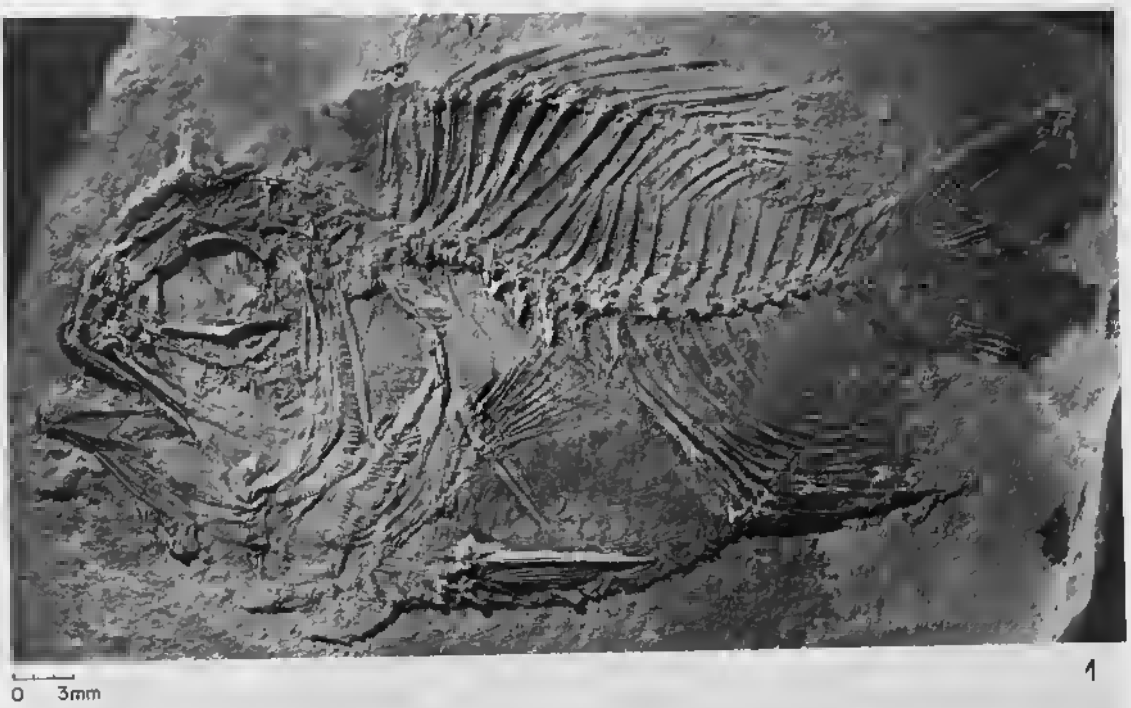


PLANCHE XXIII

Fig. 1. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : vue générale de l'holotype BMNH P.4758.
Fig. 2. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : vue générale de l'individu MNHNP. HDJ-73-96 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

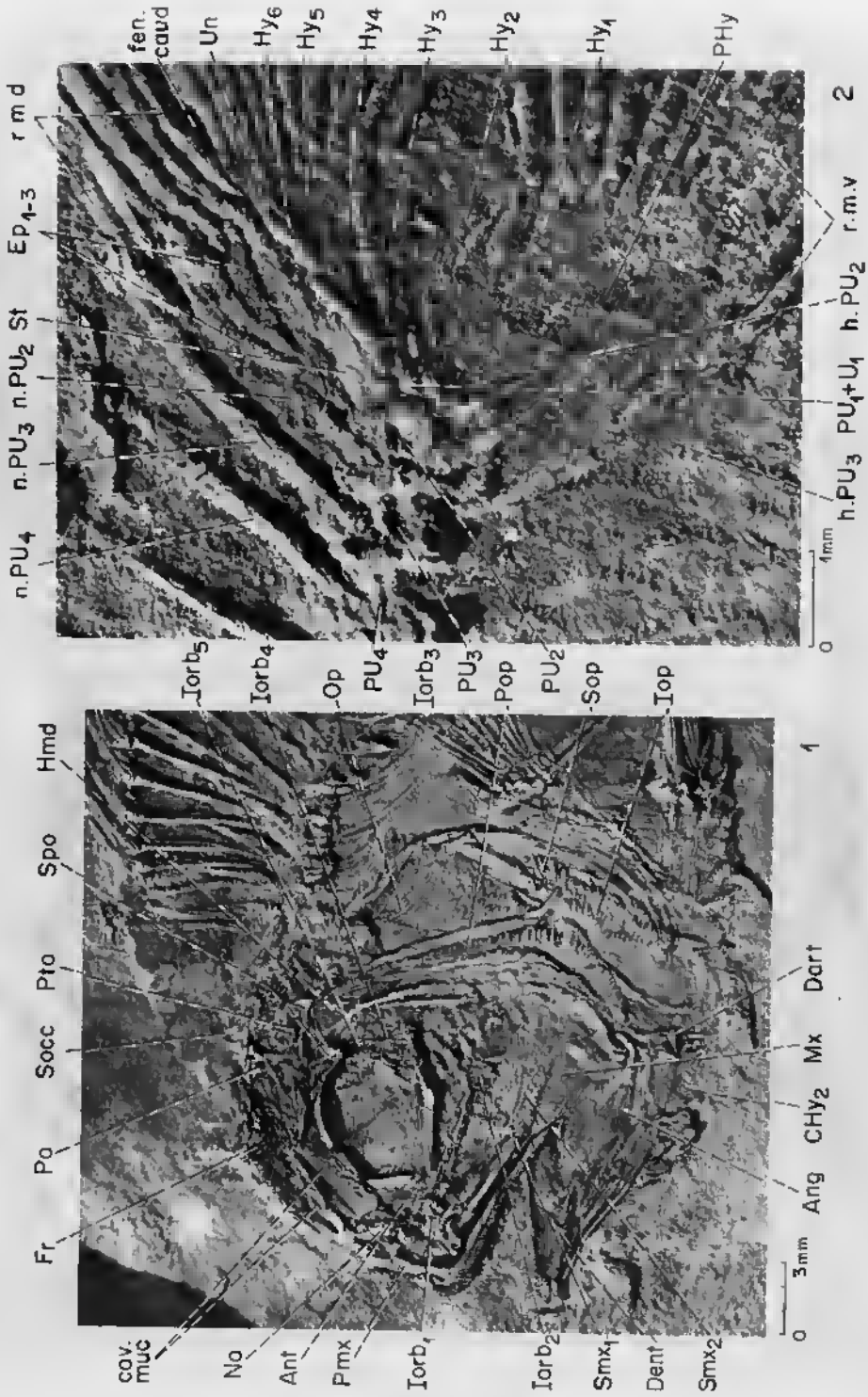


PLANCHE XXIV

FIG. 1. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : vue générale de la tête de l'individu MNHNP.HDJ-73-96 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Stichopteryx lewisi* (Davis) : squelette caudal de l'individu MNHNP.HDJ-73-96 (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXV

FIG. 1. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de l'holotype MNHNP.HAK-74-10 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. ; vue générale de l'individu MCZ.47 (préparé à l'acide).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

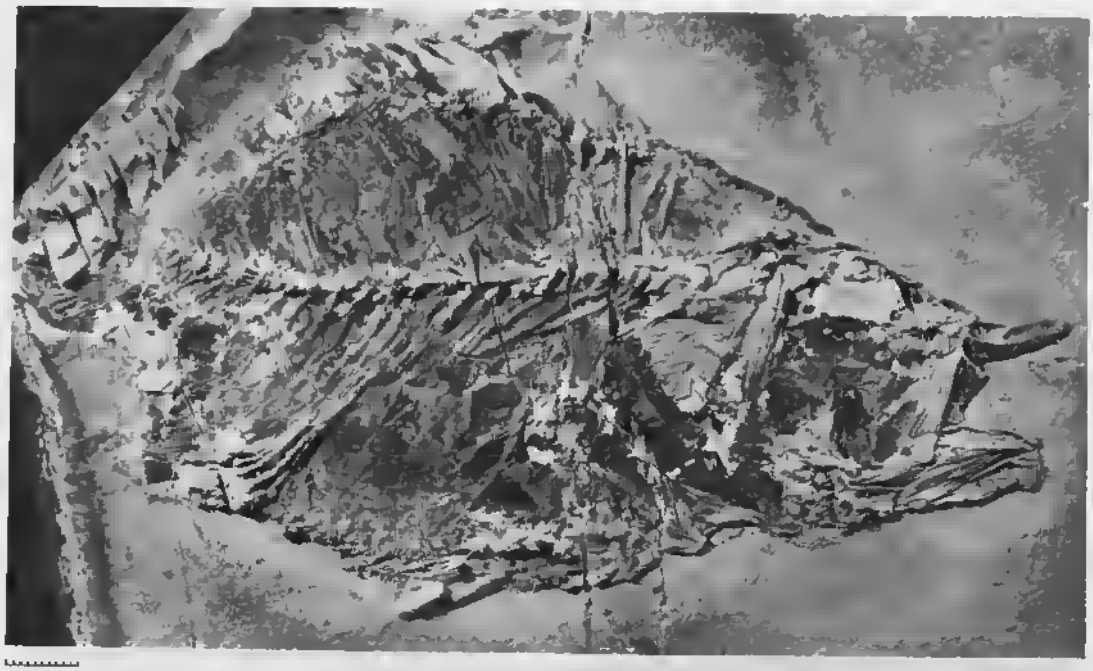


PLANCHE XXVI

Fig. 1. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de l'individu MNHNP.HAK-73-9 (préparé à l'acide).
Fig. 2. — *Plesioberyx discoides* nov. gen. nov. sp. : vue générale de l'holotype (Wien, Autriche) (préparé à l'acide).

Source : MNHN, Paris

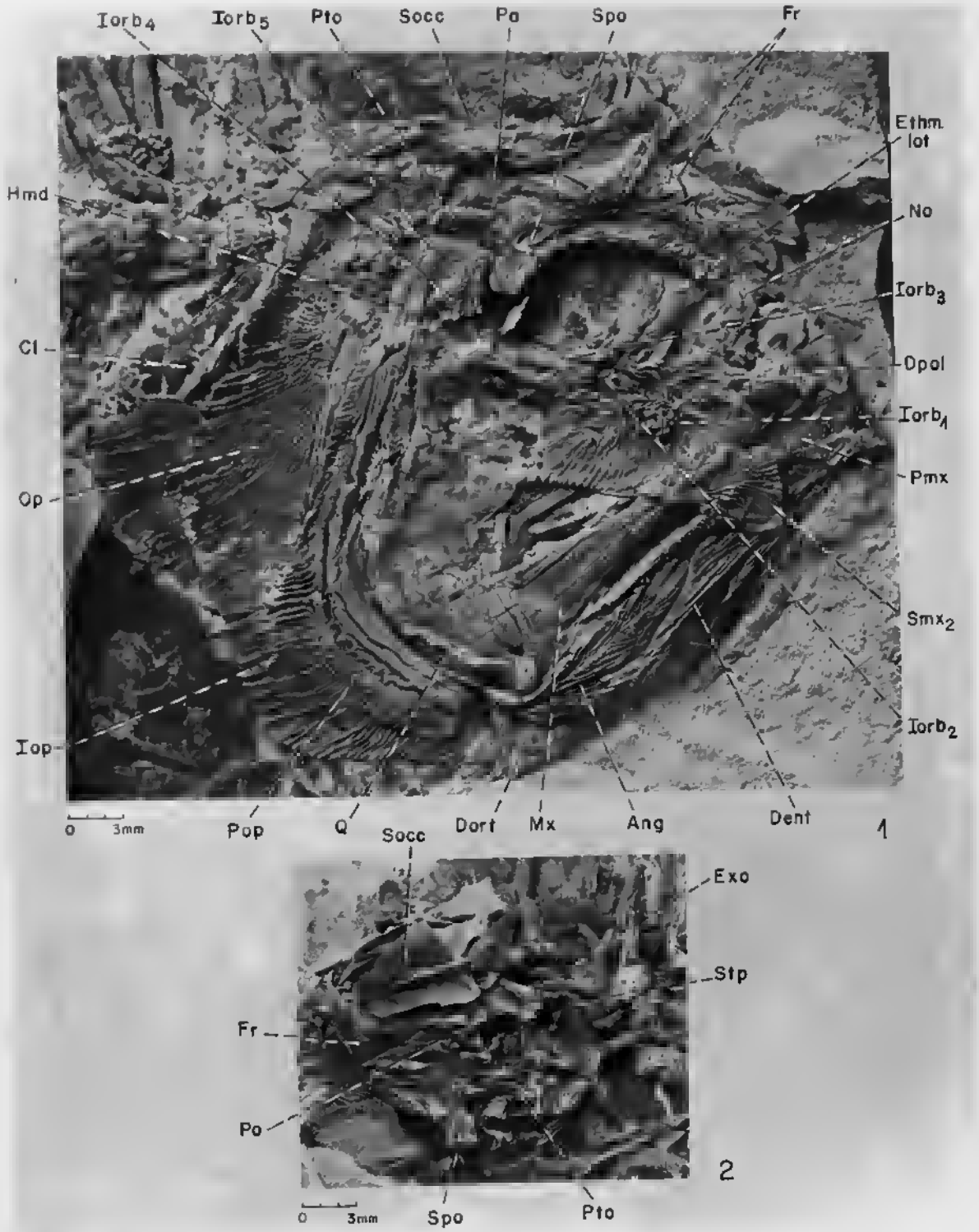


PLANCHE XXVII

Fig. 1. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de la tête de l'holotype MNHNP.HAK-74-10 (préparé à l'acide).

Fig. 2. — *Plesioberyx discoides* nov. gen. nov. sp. : partie postéro-supérieure du neurocrâne de l'individu RSM 1891-56-126 (préparé à l'acide).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

1

2

PLANCHE XXVIII

FIG. 1. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de l'individu MNHNP.HAK-73-85 (préparé à l'acide).
FIG. 2. — *Plesioberyx maximus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de l'individu AMNH.3737.

Source : MNHN, Paris

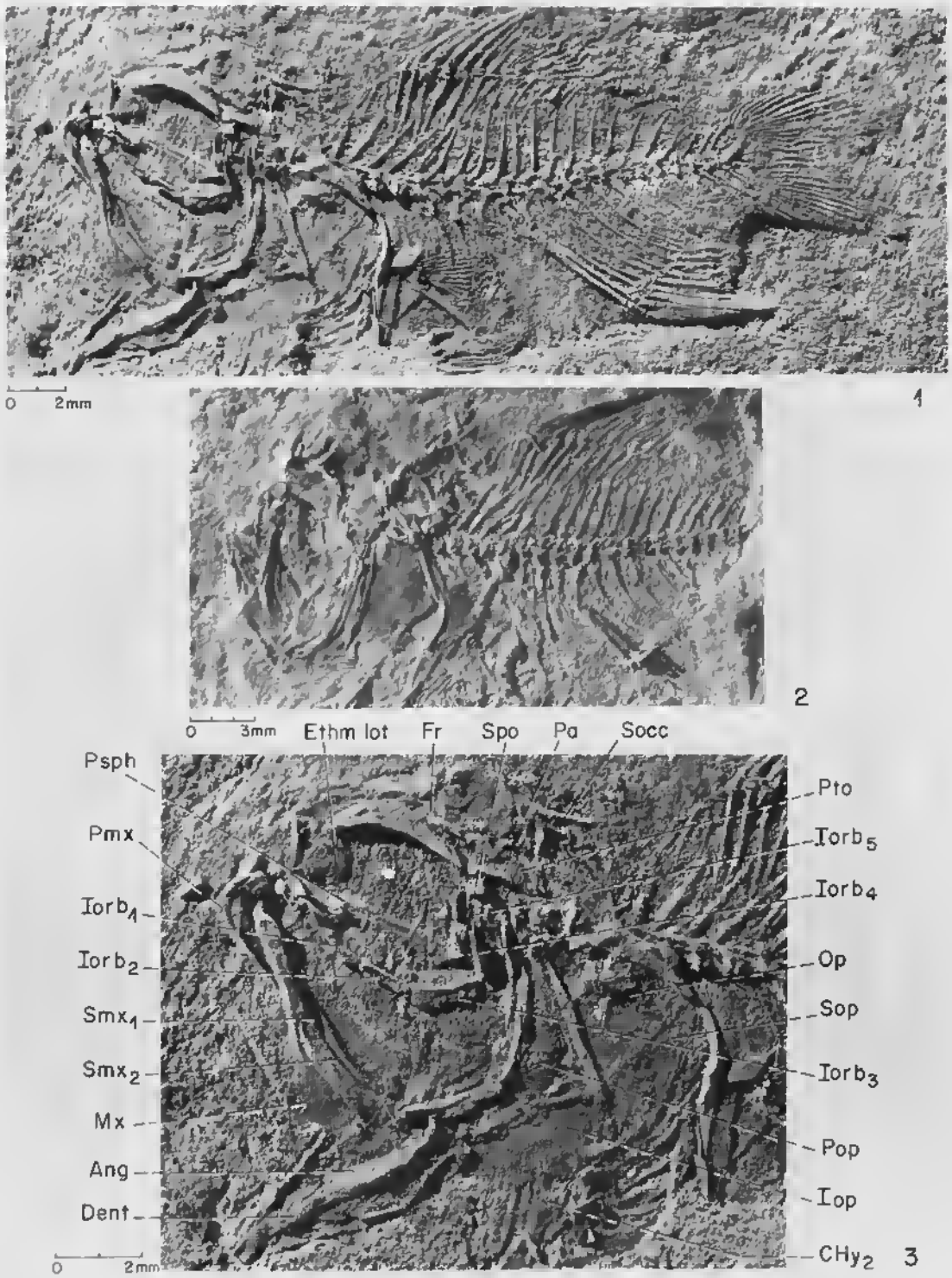


PLANCHE XXIX

FIG. 1. — *Cryptoberyx minimus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de l'holotype MNHNP.HDJ-73-115 (préparé à l'acide).

FIG. 2. — *Cryptoberyx minimus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de l'individu AUB.107578 (préparé à l'acide par C. Patterson. Photo British Museum).

FIG. 3. — *Cryptoberyx minimus* nov. gen. nov. sp. : vue générale de la tête de l'holotype MNHNP.HDJ-73-115 (préparé à l'acide).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 013 T 71

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

3 - DEC. 1980

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnalogistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cybium. Laboratoire d'Icbtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Buesin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de Madagascar et des Gomores. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Etbnobotanique et d'Ethnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Revue Bryologique et Lichénalogique. Laboratoire de Cryptogamie.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamia.

Source : MNHN, Paris